

**Neuronale Variabilität und die Grenzen der
Signalerkennung**
Neuroethologische Untersuchungen am auditorischen System
von Feldheuschrecken

D i s s e r t a t i o n
zur Erlangung des akademischen Grades
d o c t o r r e r u m n a t u r a l i u m
(Dr. rer. nat.)
im Fach Biologie

eingereicht an der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
der Humboldt-Universität zu Berlin

von
Frau Mag. rer. nat. Daniela Neuhofer

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. Christoph Marksches

Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Prof. Dr. Lutz-Helmut Schön

Gutachter:

1. Bernhard Ronacher
2. Heinrich Römer
3. Klaus Schildberger

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Mai 2010

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	III
Zusammenfassung.....	V
Abstract	VII
Abkürzungsverzeichnis.....	IX
Abbildungen	X
1 Einleitung.....	1
1.1 Die Feldheuschrecke <i>Chorthippus biguttulus</i>	2
1.1.1 Bidirektionale Kommunikation	2
1.1.2 Auditorische Verarbeitung in einem kleinen Netzwerk	3
1.1.3 Artvergleich.....	4
1.2 Extrinsisches Rauschen im natürlichen Habitat	5
1.3 Intrinsisches Rauschen im Nervensystem	7
1.4 Fragen.....	9
2 Material und Methoden	11
2.1 Versuchstiere und Haltung	11
2.2 Stimuli	11
2.3 Verhaltensversuche	14
2.3.1 Versuchsanordnung.....	14
2.3.2 Versuchsdurchführung.....	14
2.3.3 Analyse	15
2.4 Elektrophysiologie.....	15
2.4.1 Präparation.....	15
2.4.2 Versuchsaapparatur	16
2.4.3 Ableitungen.....	16
2.4.4 Stimulation	17
2.4.5 Datenanalyse.....	18
3 Ergebnisse.....	27
3.1 Einfluss der Signaldegradation auf die Signalerkennung.....	27
3.2 Einfluss der Signaldegradation auf die neuronale Repräsentation - Elektrophysiologie	35
3.2.1 Vergleich zwischen den Verarbeitungsebenen	36
3.2.2 Vergleich der Auswirkung verschiedener Degradationsbänder	42
3.2.3 Auswirkung der Signaldegradation auf die Feuerrate	47
3.3 Intrinsische Variabilität.....	56
3.3.1 Intrinsische Variabilität – Vergleich zwischen den Verarbeitungsebenen.....	56
3.3.2 Abhängigkeit der intrinsischen Variabilität von den Stimulus-Eigenschaften.....	63
3.4 Vergleich zwischen Neurophysiologie und Verhalten	68
3.4.1 Ein statistisches Verfahren zur neurometrischen Schwellenbestimmung.....	68
3.4.2 Ein Clusteralgorithmus zur neurometrischen Schwellenbestimmung	71
3.4.3 Vergleich neurometrischer Schwellen für isolierte Antwortkomponenten.....	74
3.5 Artvergleich	79
3.5.1 Vergleich der intra- und interspezifischen Distanzen	80
3.5.2 Vergleich der intrinsischen Distanzen	85
4 Diskussion.....	87
4.1 Die Auswirkungen der extrinsischen Degradation auf die Gesangserkennung.....	88

4.2	Die Auswirkungen der extrinsischen Degradation auf die neuronale Repräsentation.....	91
4.2.1	Vergleich zwischen den Verarbeitungsebenen.....	91
4.2.2	Vergleich des Einflusses verschiedener Degradationsbänder.....	94
4.3	Intrinsisches Rauschen	99
4.3.1	Abhängigkeit zwischen intrinsischer Variabilität und Stimulus-Eigenschaften	102
4.3.2	Vergleich zwischen dem Einfluss extrinsischen und intrinsischen Rauschens	103
4.4	Die Bestimmung neurometrischer Schwellen zum Vergleich von Verhaltensantworten und neuronalen Antworten	104
4.5	Der Sonderfall des niederfrequenten (0-100 Hz) Rauschbandes und die Limitationen der Spiketrain-Metrik.....	110
4.6	Artvergleich.....	111
5	Schlussbetrachtung und Ausblick.....	114
	Anhang	116
	Danksagung	125
	Erklärung	127
	Literatur	128

Zusammenfassung

Die Evolution hat eine Vielzahl verschiedener auditorischer Systeme hervorgebracht, deren Aufgabe in der Detektion und Klassifikation von verhaltensrelevanten akustischen Signalen besteht. Rückschlüsse auf Geschehnisse in der Umwelt können dabei nur aus Folgen von Aktionspotentialen gewonnen werden, welche Merkmale des Schallsignals abbilden. Aufgrund von externen und internen Störeinflüssen treten bei der Übertragung des Signals in eine neuronale Repräsentation jedoch Ungenauigkeiten auf. Wie groß diese Fehler sein dürfen, um bei der Signalerkennung noch toleriert zu werden, war bislang unklar.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Auswirkungen von externen Störquellen und intrinsischer Variabilität auf die Verarbeitung und Erkennung von akustischen Signalen am Modellsystem der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* zu untersuchen.

Damit sowohl die Gesangserkennung am sich verhaltenden Tier als auch die dieser Erkennung zugrunde liegende neuronale Verarbeitung untersucht werden konnte, wurde ein Weibchengesang verwendet, dessen zeitliches Muster durch zufällige Amplitudenmodulationen gestört wurde. Durch die Degradation mit verschiedenen Frequenzbändern konnte überprüft werden, ob bestimmte Modulationsfrequenzen die Signalerkennung stärker beeinflussen als andere.

Mit zunehmender Störung der Gesangsstruktur kam es in den Verhaltenstests an Männchen zu einer Abnahme der Erkennungsleistung. Die Stärke der tolerierten Degradation war dabei in der Regel nicht unterschiedlich für die getesteten Degradationsbänder.

Die Unterschiede in den neuronalen Antworten, welche entweder durch die artifizielle extrinsische Degradation oder durch interne Fehler in der auditorischen Verarbeitung verursacht wurden, konnten durch eine Spiketrain-Metrik quantifiziert werden. Diese Analyse zeigte, dass die Auswirkung der extrinsischen Signaldegradation von den Rezeptoren über die lokalen Interneurone zu den aufsteigenden Interneuronen abnahm, während es zu einem signifikanten Anstieg der intrinsischen Variabilität kam. Die Stärke der Degradation war dabei erneut nicht unterschiedlich für die getesteten Degradationsbänder. Bei Betrachtung der Auswirkung der Signaldegradation auf die Feuerrate zeigten sich allerdings Unterschiede zwischen den Verarbeitungsebenen und auch zwischen den Frequenzbändern. Auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone kam es für alle Frequenzbänder bis auf das 0-100 Hz Band zu einem Anstieg der Feuerrate. Dieser Anstieg war vor allem auf eine Maskierung der Pausen zurückzuführen, welche sich auf Ebene der aufsteigenden Interneurone weit weniger stark auswirkte. Für diese Verarbeitungsstufe trat bei Degradation mit Frequenzbändern, welche auch höhere (>200

Hz) Modulationsfrequenzen enthielten, eine Abnahme der Feuerrate auf, welche vor allem auf eine Unterdrückung von Spikes in den Silben-Antworten zurückzuführen war.

Durch die Bestimmung von neurometrischen Schwellen konnten die Grenzen der Signalerkennung der Männchen mit der Raushtoleranz der einzelnen auditorischen Neurone verglichen werden. Die kritischen Degradationsstufen, die so ermittelt werden konnten, stimmten teilweise erstaunlich gut überein. Somit sind die Grenzen der Signalerkennung durch die Analyse der Antwortkapazitäten der ersten drei Verarbeitungsstufen relativ gut erklärbar.

Anhand der Spiketrain-Metrik konnte auch eine hohe physiologische Ähnlichkeit zwischen vermutlich homologen Interneuronen im Metathorakalganglion von *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* quantitativ bestätigt werden. Zumindest für diese ersten Verarbeitungsebenen scheinen somit keine artspezifischen Anpassungen für die Verarbeitung verhaltensrelevanter Signale vorhanden zu sein.

Abstract

Evolution has produced a variety of auditory systems, whose major task is the detection and classification of behaviourally relevant acoustic signals. Conclusions about what is happening in the environment can only be inferred from sequences of action potentials, which depict different features of the sound signal. However, signal encoding is usually impeded by external and intrinsic noise sources, which degrade the information available for the central nervous system. How nervous systems are able to recognize objects in spite of noise-contaminated and variable neuronal signals so far was not clear. The aim of this study was to investigate the effects of extrinsic and intrinsic noise sources on signal recognition and processing within the acoustic communication system of the grasshopper *Chorthippus biguttulus*.

To test both - signal recognition of behaving animals and the underlying auditory processing mechanisms - a female song was used, whose temporal pattern was disturbed by random amplitude modulations. Due to the degradation with various modulation bands, it was possible to test if distinct modulation frequencies have more pronounced effects on signal recognition than others.

Behavioural tests on males of *Chorthippus biguttulus* showed that progressive degradation of the song pattern induced a decrease in recognition performance. The strength of degradation tolerated generally was the same for different modulation bands.

The differences between neuronal responses, which were either caused by the artificial extrinsic degradation or internal errors during auditory processing, could be quantified by a spiketrain metric. This analysis showed that the effect of extrinsic signal degradation was much more severe for receptors and local interneurons than for ascending interneurons, whereas there was a significant increase of intrinsic variability with higher levels of processing. The strength of the degradation was again not different for different modulation bands. The impact of signal degradation on the firing rate, however, was different between the processing levels and also between the degradation bands. At the level of receptors and local interneurons degradation caused for all but the 0-100 Hz modulation band an increase in firing rate. This increase was primarily due to a masking of the syllable pauses. For the ascending neurons modulation bands, which contained higher (> 200 Hz) modulation frequencies, caused a decrease in firing rate, which was mainly due to a suppression of spikes during the syllables.

Signal recognition could be compared with the noise tolerance of individual auditory neurons by determining neurometric thresholds. The average critical degradation levels, to some extent, matched the critical degradation level for behaviour. Thus, by means of

analysing the response capacities of neurons from the first three levels of auditory processing, the limits of signal detection are relatively well explained.

Based on the spike train metrics, a high physiological similarity between presumably homologous interneurons in the metathoracic ganglion of *Chorthippus biguttulus* and *Locusta migratoria* could be confirmed. Therefore, at least for these first levels of processing, no species-specific adaptations for the processing of behaviourally relevant signals seem to be present.

Abkürzungsverzeichnis

AM	Amplitudenmodulation
AN	Aufsteigende Interneurone
bKDS	Kritische Degradationsstufe im Verhalten
FF	Fano Faktor
LN	Lokale Interneurone
MF	Modulationsfrequenz
MTF	Modulationstransferfunktion
nKDS	Neuronale Kritische Degradationsstufe
PSTH	Peri-Stimulus-Zeit-Histogramm
REZ	Rezeptoren
rMTF	Raten-Modulationstransferfunktion
SAM	Sinus-Amplitudenmodulation
tMTF	Zeitliche Modulationstransferfunktion

Abbildungen

ABBILDUNG 1.1: DIE ERSTEN DREI STUFEN DER AUDITORISCHEN VERARBEITUNG IM METATHORAKALEN GANGLION VON FELDHEUSCHRECKEN.	4
ABBILDUNG 1.2: ZUSAMMENFASSUNG DER RAUSCHQUELLEN, WELCHE ZU EINER ERHÖHTEN „TRIAL TO TRIAL“ VARIABILITÄT DER NEURONALEN ANTWORTEN FÜHREN KÖNNEN.	8
ABBILDUNG 2.1: UMHÜLLENDE UND AMPLITUDENSPEKTRA DER VERWENDETEN MODELL-GESÄNGE.	13
ABBILDUNG 2.2: OPTIMALES T FÜR DIE UNTERSCHIEDBARKEIT DER DEGRADATIONSSTUFEN DES 0–1000 HZ FREQUENZBANDES.	20
ABBILDUNG 2.3: OPTIMALE T-BEREICHE FÜR DIE UNTERSCHIEDBARKEIT DER DEGRADATIONSSTUFEN.....	21
ABBILDUNG 2.4: VERTEILUNG DER FEUERRATEN IN ANTWORT AUF DEN ORIGINALGESANG.....	22
ABBILDUNG 2.5: ABHÄNGIGKEIT DER SPIKETRAIN-DISTANZEN VON DER FEUERRATE.	23
ABBILDUNG 2.6: PRÄZISION UND VERLÄSSLICHKEIT.....	25
ABBILDUNG 3.1: AUSWIRKUNG DER 0-1000 HZ SIGNALDEGRADATION AUF DIE GESANGSERKENNUNG.....	28
ABBILDUNG 3.2: VERGLEICH DER SIGNALDEGRADATION DURCH UNTERSCHIEDLICHE FREQUENZBÄNDER.....	29
ABBILDUNG 3.3: SIGNALDEGRADATION MIT 0-100 HZ.....	30
ABBILDUNG 3.4: KORRELATIONSANALYSE DES GESAMTGESANGES.....	31
ABBILDUNG 3.5: OSZILLOGRAMME DES MIT 0-100 HZ DEGRADIERTEN ORIGINALGESANGS.	32
ABBILDUNG 3.6: SCHEMATISCHE DARSTELLUNG DER KORRELATIONSANALYSE ZWISCHEN RESKALIERTEM ORIGINALGESANG UND DEGRADIERTEM GESANG.....	33
ABBILDUNG 3.7: KORRELATIONS MAXIMA FÜR RESKALIERTE AUSSCHNITTE DES ORIGINALGESANGS.....	34
ABBILDUNG 3.8 MÖGLICHE AUSWIRKUNGEN EINER EXTERNEN SIGNALDEGRADATION AUF DIE ANTWORTEN FIKTIVER NEURONE.	35
ABBILDUNG 3.9 SPIKE RASTERPLOTS UND DISTANZMATRIZEN.	37
ABBILDUNG 3.10 BESTIMMUNG UND VERGLEICH DER ANSTIEGSSTELHEITEN DER DISTANZKURVEN.....	39
ABBILDUNG 3.11. VERGLEICH DER ANSTIEGSSTELHEITEN.....	41

ABBILDUNG 3.12 VERGLEICH ZWISCHEN INTRINSISCHER UND EXTRINSISCHER DISTANZ.	41
ABBILDUNG 3.13 PAARVERGLEICH DER ANSTIEGSSTEILHEITEN.	43
ABBILDUNG 3.14 VERGLEICH DER AUSWIRKUNG EINER SIGNALDEGRADATION MIT UNTERSCHIEDLICHEN FREQUENZBÄNDERN.	44
ABBILDUNG 3.15: ERGEBNISSE DES WILCOXON-TESTS ZUM PAARVERGLEICH DER DEGRADATIONSBÄNDER.	46
ABBILDUNG 3.16 ABHÄNGIGKEIT DER FEUERRATE VON DER DEGRADATIONSSTUFE FÜR REZEPTOREN UND LOKALE INTERNEURONE.	48
ABBILDUNG 3.17 ABHÄNGIGKEIT DER FEUERRATE VON DER DEGRADATIONSSTUFE FÜR AUFSTEIGENDE INTERNEURONE.	49
ABBILDUNG 3.18 ABHÄNGIGKEIT DER FEUERRATEN-ÄNDERUNG VOM DEGRADATIONSBAND.	50
ABBILDUNG 3.19 FEUERRATEN-ÄNDERUNG GETRENNT DARGESTELLT FÜR SILBEN UND PAUSEN.	53
ABBILDUNG 3.20 VERGLEICH ZWISCHEN KENNLINIENBEREICH UND DEGRADATIONSABHÄNGIGER RATENÄNDERUNG.	55
ABBILDUNG 3.21: ABHÄNGIGKEIT DER INTRINSISCHEN DISTANZ VON DER DEGRADATIONSSTUFE.	57
ABBILDUNG 3.22: VERGLEICH DER INTRINSISCHEN DISTANZEN ZWISCHEN DEN DREI UNTERSUCHTEN VERARBEITUNGSEBENEN.	58
ABBILDUNG 3.23: VERGLEICH DER INTRINSISCHEN DISTANZEN DER ANTWORTEN AUF DEN SILBENBEGINN.	59
ABBILDUNG 3.24: VERGLEICH DER ZEITLICHEN PRÄZISION UND DER ANTWORTVERLÄSSLICHKEIT.	61
ABBILDUNG 3.25: VERGLEICH DER ZEITLICHEN PRÄZISION FÜR ZELLEN MIT ÄHNLICHEN FEUERRATEN.	61
ABBILDUNG 3.26: ABHÄNGIGKEIT DER VARIANZ DER FEUERRATE VON DER MITTLEREN SPIKEZAHL.	63
ABBILDUNG 3.27: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DER INTRINSISCHEN DISTANZEN - EINZELZELLVERGLEICH.	65
ABBILDUNG 3.28: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DER INTRINSISCHEN DISTANZEN - POPULATIONSVERGLEICH.	67
ABBILDUNG 3.29: ZUSAMMENFASSUNG DER UNTERSCHIEDBARKEIT ZWISCHEN INTRINSISCHEN UND EXTRINSISCHEN DISTANZEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER DEGRADATIONSSTUFE.	69
ABBILDUNG 3.30: DIE UNTERSCHIEDBARKEIT ZWISCHEN INTRINSISCHEN UND EXTRINSISCHEN DISTANZEN AM BEISPIEL VON DREI AUFSTEIGENDEN INTERNEURONEN.	70
ABBILDUNG 3.31: KLASSIFIKATION DER SPIKETRAIN-DISTANZEN MITTELS INFORMATIONSBASIERTEM CLUSTERALGORITHMUS.	72

ABBILDUNG 3.32: ZUSAMMENFASSUNG DER KLASSENGRENZEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER DEGRADATIONSSTUFE.....	73
ABBILDUNG 3.33 ISOLATION EINZELNER ANTWORTKOMPONENTEN.....	75
ABBILDUNG 3.34 ZUSAMMENFASSUNG DER NKDS FÜR ISOLIERTEN ANTWORTEN AUF EINZELNE GESANGSKOMPONENTEN.	77
ABBILDUNG 3.35: DREI PAARE HOMOLOGER NEURONEN.....	79
ABBILDUNG 3.36: VERGLEICH DER NEURONALEN ANTWORTEN FÜR ZWEI ZELLTYPEN.....	80
ABBILDUNG 3.37: VERGLEICH DER INTRA- UND INTERSPEZIFISCHEN DISTANZEN FÜR <i>C. BIGUTTULUS</i> UND <i>L. MIGRATORIA</i>	81
ABBILDUNG 3.38: EINFLUSS DER FEUERRATE AUF DIE SPIKETRAIN- DISTANZEN.	82
ABBILDUNG 3.39: ZUORDNUNGSFEHLER DEMONSTRIEREN ÄHNLICHKEIT ZWISCHEN DEN ARTEN.	83
ABBILDUNG 3.40: INFORMATIONSBASIERTER CLUSTERALGORITHMUS.	85
ABBILDUNG 3.41: VERGLEICH DER INTRINSISCHEN DISTANZEN.....	86
ABBILDUNG 4.1: AMPLITUDENSPEKTREN DES MIT 0-100 HZ DEGRADIERTEN GESANGES.	89
ABBILDUNG 4.2: ZUSAMMENHANG ZWISCHEN INTRINSISCHER VARIABILITÄT UND ANSTIEGSSTEILHEITEN.....	93
ABBILDUNG 4.3: VERGLEICH DER ABRUCHFREQUENZEN DER RATENMODULATIONSTRANSFERFUNKTIONEN UND DER GETESTETEN DEGRADATIONSBÄNDER.	95
ABBILDUNG 4.4: ABLEITSPUREN UND PSTHS.....	97
ABBILDUNG 4.5: STIMULUS-UNTERSCHIEDBARKEIT.	104
ABBILDUNG 4.6 ZUSAMMENFASSUNG DER NKDS AUS UNTERSCHIEDBARKEITSVERFAHREN UND CLUSTERANALYSE.	106
ABBILDUNG 4.7 UNTERSCHIED ZWISCHEN DEN VERFAHREN ZUR ERMITTLUNG EINER NEURONALEN KDS.....	107
ABBILDUNG 6.1: RATENÄNDERUNG IN ABHÄNGIGKEIT VON DER SIGNALDEGRADATION MIT 0-1000 HZ.	116
ABBILDUNG 6.2: BEISPIEL DES NICHTLINEAREN ANSTIEGS DER DISTANZEN EINES REZEPTORS IN ANTWORT AUF 100-200 HZ SIGNALDEGRADATION.	117
ABBILDUNG 6.3: BEISPIEL DES NICHTLINEAREN ANSTIEGS DER DISTANZEN EINES TN1 IN ANTWORT AUF 100-200 HZ SIGNALDEGRADATION.	118
ABBILDUNG 6.4: BEISPIEL DES NICHTLINEAREN ANSTIEGS DER DISTANZEN EINES TN1 IN ANTWORT AUF 100-500 HZ SIGNALDEGRADATION.	119
ABBILDUNG 6.5: VERGLEICH ZWISCHEN RESTRIKTIVER UND ALLGEMEINER CLUSTERANALYSE ZUR BESTIMMUNG NEUROMETRISCHER SCHWELLEN.....	120
ABBILDUNG 6.6: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DES MINIMALEN JITTERS.	122

ABBILDUNG 6.7: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DES FANO FAKTORS.....	123
---	-----

Tabellen

TABELLE 1: ANZAHL DER TIERE, DIE FÜR DIE SECHS VERSCHIEDENEN DEGRADATIONSBÄNDER GETESTET WURDEN.....	14
TABELLE 2: AUFLISTUNG DER ZELLEN, WELCHE FÜR DIE JEWELIGEN DEGRADATIONSBÄNDER GETESTET WURDEN.....	17
TABELLE 3: ERGEBNISSE DES WILCOXON TESTS ZUM PAARVERGLEICH VON DEGRADATIONSBÄNDERN.	51

1 Einleitung

Wenn man nach einem Bummel durch Kreuzberg den Eingang zum Volkspark Hasenheide erreicht, verspürt man nach wenigen Schritten eine große Erleichterung. Woran liegt das? Noch ein paar Schritte und man wird sich dessen bewusst, dass man *nichts* mehr hört. Der Lärm der Großstadt wird durch die dicken Parkmauern und die alten Pappeln zurückgehalten. Die Effizienz, mit der unser auditorisches System in der Lage ist, relevante Information aus einem Teppich von Umweltrauschen (d.h. *extrinsischem Rauschen*) zu extrahieren, lässt uns die Schwierigkeit dieser Aufgabe normalerweise nicht wahrhaben. Die neuronalen Mechanismen, welche hinter dieser Leistung stecken, waren und sind allerdings wichtiger Gegenstand der Forschung in Psychophysik und Neurobiologie (Bee, 2006; Bregman, 1990; Cherry, 1953; Schul und Sheridan, 2006).

Mithilfe ihrer sensorischen Systeme sind Organismen in der Lage Information über ihre Umwelt zu gewinnen, Objekte zu erkennen und zu klassifizieren. Dabei können bereits die Aktionspotentiale einzelner Nervenzellen ausreichen, um einen Sinneseindruck zu erzeugen (Salzman und Newsome, 1994) oder eine Verhaltensantwort auszulösen (Brecht et al., 2004). Prinzipiell können über die Spike-Zeitpunkte eines Neurons eine Fülle von Informationen kodiert werden (Bialek et al., 1991; Machens et al., 2003). Diese Leistungen sind umso bemerkenswerter, wenn man sich der Tatsache bewusst wird, dass nicht nur extrinsisches Rauschen den Informationsgehalt eines Signals reduziert, sondern auch das Nervensystem selbst anfällig für Störungen ist (Faisal et al., 2008; Shadlen und Newsome; White et al., 2000). Im Nervensystem von Vertebraten kann oftmals über tausende von Neuronen gemittelt werden, um diesem Problem des *intrinsischen Rauschens* entgegenzuwirken (Faisal et al., 2008). Im Gegensatz dazu hat das Nervensystem von Insekten mit einer sehr viel geringeren Zahl von Neuronen oftmals ähnliche sensorische Aufgaben zu bewältigen. Aber auch die Komponenten dieser kleinen Netzwerke arbeiten nach denselben Mechanismen der Signalgenerierung und sind somit denselben Störquellen ausgesetzt (Grewe et al., 2003; Vogel et al., 2005).

Da extrinsische und intrinsische Störquellen die sensorische Leistungsfähigkeit eines Organismus limitieren, sollten Mechanismen vorhanden sein, welche den Einfluss dieser Störquellen minimieren. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, diese Problematik an einem relativ einfachen sensorischen System zu untersuchen.

1.1 Die Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus*

Chorthippus biguttulus ist eine mitteleuropäische Feldheuschreckenart (Acrididae), welche der Unterfamilie der Gomphocerinae angehört und sich gleich aus mehreren Gründen besonders gut für die Untersuchung neuroethologischer Fragestellungen eignet.

1.1.1 Bidirektionale Kommunikation

Die von *Chorthippus biguttulus* erzeugten Gesänge stellen den für die innerartliche Kommunikation wichtigsten Informationsträger dar, über den sowohl die Art- als auch die Geschlechtererkennung erfolgt. Verglichen mit den akustischen Signalen von Vögeln und Säugetieren (Bradbury und Vehrencamp, 1998; Kroodsmä, 1982; Tembrock, 1996) sind die Gesänge von Feldheuschrecken relativ einfach, wodurch das Design und die Durchführung von Experimenten enorm erleichtert werden. Die Hauptinformation für die Erkennung liegt in der zeitlichen Struktur dieser Signale (Stumpner und von Helversen, 2001; von Helversen und von Helversen, 1997); somit können Probleme, welche sich aus der wechselseitigen Abhängigkeit zwischen Signalumhüllenden und Trägerfrequenzspektrum ergeben, größtenteils außer Acht gelassen werden.

Da die akustische Kommunikation von *C. biguttulus* der Partnerfindung dient und somit den Reproduktionserfolg direkt beeinflusst, unterliegen beide Geschlechter einem starken Selektionsdruck, die Signalproduktion und Signalerkennung zu optimieren (Buno et al., 1994; Butlin et al., 1991; von Helversen und von Helversen, 1975).

Die Männchen leiten mit der Produktion eines art- und geschlechtsspezifischen Lockgesanges das Balzritual ein. Hierfür wird durch Stridulationsbewegungen die Feile auf der Innenseite der Hinterfemora über eine Schrillader auf den Vorderflügeln gerieben. Das Muster und die Koordination der Beinbewegungen bestimmen das charakteristische Gesangsmuster, welches aus einer alternierenden Folge von Silben und Pausen besteht (Elsner, 1975; von Helversen, 1972). Befindet sich ein paarungsbereites Weibchen in Hörweite, produziert es einen Antwortgesang, sofern das Männchen als arteigen erkannt und als ausreichend attraktiv eingeschätzt wurde (Kriegbaum, 1989; von Helversen et al., 2004). Durch den Antwortgesang des Weibchens ist das Männchen in der Lage, dieses zu lokalisieren (Stumpner und Ronacher, 1994; von Helversen und von Helversen, 1998). Die stereotypen angeborenen Verhaltensreaktionen der Tiere in Antwort auf den Gesang des jeweils anderen Geschlechts kann man sich sehr gut in so genannten Playback-Experimenten zu Nutze machen. Diese Experimente werden bereits seit Jahrzehnten angewendet um mehr über die Mechanismen und Schlüsselreize der Mustererkennung zu erfahren (Gerhardt und Huber, 2002; Jacobs, 1953; von Helversen, 1972; von Helversen und von Helversen, 1998; von Helversen, 1979). So konnte gezeigt werden, dass für die Erkennung der art- und geschlechtsspezifischen Gesänge vor allem die zeitliche Feinstruktur der Amplitudenmodulationen sehr wichtig ist (von Helversen und von Helversen, 1997).

1.1.2 Auditorische Verarbeitung in einem kleinen Netzwerk

Die Untersuchung auditorischer Systeme bietet generell den Vorteil, dass die Reize dieser Sinnesmodalität als einfache Funktion der Zeit beschrieben bzw. manipuliert werden können. Das auditorische System von Heuschrecken im Speziellen ist nochmals besonders gut geeignet, da die Anzahl der Zellen, welche die auditorische Information verarbeiten, überschaubar ist und für die ersten drei Verarbeitungsstufen viele der vorhandenen Einzelelemente physiologisch und morphologisch charakterisiert wurden (Römer und Marquart, 1984; Stumpner und Ronacher, 1991).

Die Hörorgane der Feldheuschrecken haben sich wahrscheinlich bereits vor mehr als 200 Millionen Jahren entwickelt (Carpenter, 1992; Yager, 1999). Die Transduktion der Schallsignale findet in zwei Tympanalorganen statt, welche sich bei Feldheuschrecken lateral am ersten Abdominalsegment befinden. Aufgrund von Unterschieden in der Dicke und Steifheit einzelner Membranabschnitte ergeben sich je nach Schallfrequenz regional unterschiedliche Schwingungsmaxima der Tympanalmembran (Jacobs et al., 1999; Michelsen, 1971; Windmill et al., 2005). Die Rezeptoren befinden sich an der Innenseite des Tympanalorgans und sind von einer Reihe akzessorischer Zellen umgeben, welche mit der Sinneszelle ein Skolopidium formen. Die peripheren akzessorischen Zellen und Dendriten werden bei Vibration der Tympanalmembran verformt und bewirken eine sensorische Erregung. Je nach Spezies verfügt jede Körperhälfte über 40-70 Skolopidien (Pauls et al., 2001). Diese sind in vier Gruppen mit unterschiedlichen Regionen der Tympanalmembran verbunden und bilden mit einer Reihe von Stützstrukturen das Müller'sche Organ (Gray, 1960; Michelsen, 1971). Das Frequenz-tuning dieser Zellgruppen ist weitgehend auf die Resonanzeigenschaften des Tympanums zurückzuführen (Michelsen, 1971; Windmill et al., 2005). Bei *Locusta migratoria* reagieren die drei Gruppen von Tieftonrezeptoren am empfindlichsten auf Frequenzen zwischen 3,5 und 6 kHz, die Hochtonrezeptoren auf 12 bis 20 kHz (Römer, 1976), siehe auch (Michelsen, 1971). Die Frequenzauflösung von Feldheuschrecken ist somit ungleich schwächer ausgeprägt als bei Laubheuschrecken, welche eine exakte tonotopische Anordnung von Rezeptorzellen in der Crista acustica aufweisen (Oldfield, 1982; Stöltzing und Stumpner). Dieses scheinbare Defizit wird allerdings durch eine hohe zeitliche Präzision der Rezeptoren wettgemacht, welche auch feinskalierte Amplitudenmodulationen präzise wiedergegeben können (Machens et al., 2001).

Die ersten drei Verarbeitungsstufen sind im metathorakalen Ganglion aufeinander verschaltet (Abbildung 1.1). Die Axone der Rezeptorzellen ziehen als auditorischer Nerv in das Ganglion und konvergieren dort jeweils ipsilateral auf ca. 15 verschiedene Typen von lokalen Interneuronen (Römer und Marquart, 1984).

Diese sind wiederum entweder exzitatorisch oder inhibitorisch auf etwa 15-20 Typen von aufsteigenden Neuronen verschaltet, welche die sensorische Information über ein kontralateral aufsteigendes Axon an das Oberschlundganglion übermitteln. Erst im Gehirn findet die abschließende Erkennung und Bewertung des Signals statt (Bauer und Helversen, 1987; Ronacher et al., 1986).

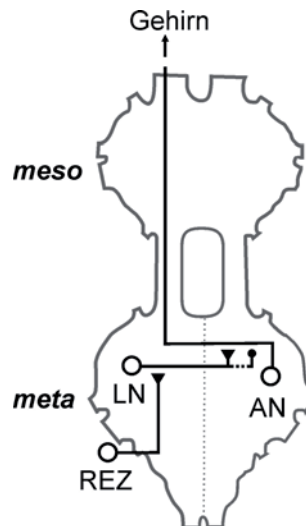


ABBILDUNG 1.1: DIE ERSTEN DREI STUFEN DER AUDITORISCHEN VERARBEITUNG IM METATHORAKALEN GANGLION VON FELDHEUSCHRECKEN.

Die Skizze zeigt den typischen Verschaltungsweg von den Rezeptoren (REZ) des linken Tympanalorgans über die lokalen Interneurone (LN; entweder exzitatorisch oder inhibitorisch) zu den aufsteigenden Interneuronen (AN). Die einzelnen Zelltypen sind spiegelbildlich in der rechten und linken Hemisphäre des Ganglions vorhanden, hier jedoch nur für eine Körperhälfte dargestellt.

1.1.3 Artvergleich

Für Feldheuschreckenarten wie *Chorthippus biguttulus*, bei welchen die akustische Kommunikation eine so signifikante Rolle im Paarungsverhalten spielt, sollten sowohl auf den Sender als auch auf den Empfänger starke selektive Kräfte wirken, welche zu spezifischen Anpassungen an die Verarbeitung von arteigenen Kommunikationssignalen geführt haben. Entsprechend der „efficient coding“ Hypothese nach Barlow würde man vor allem für die ersten Stufen der auditorischen Verarbeitung diese speziellen Adaptationen erwarten (Barlow, 1961).

Im Gegensatz dazu scheint für die Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* akustische Kommunikation keine primäre Rolle im Verhalten der Tiere zu spielen. Die wenig strukturierten Signale, welche durch Stridulationsbewegungen auftreten können, scheinen vor allem zur Abwehr von aufdringlichen Artgenossen zu dienen (Jacobs, 1953; Pflüger und Field, 1999).

Der letzte gemeinsame Vorfahre dieser beiden Arten lebte vor mehr als 50 Millionen Jahren (Flood und Rowell, 1997). Unterschiede in der Morphologie des Stridulationsapparates deuten darauf hin, dass sich die akustische Signalproduktion für beide Arten unabhängig entwickelt haben könnte (Elsner, 1983). Trotz der beschriebenen Unterschiede in Biologie und Phylogenie findet man große morphologische und physiologische Übereinstimmung bei auditorischen Neuronentypen des metathorakalen Ganglions (Römer et al., 1988; Ronacher und Stumpner, 1988; Stumpner, 1988). Ob sich diese offensichtlich stark konservierten neuronalen Elemente dennoch hinsichtlich ihrer Kodierungskapazitäten voneinander unterscheiden, kann allerdings erst nach einem

quantitativen Vergleich der neuronalen Antworten entschieden werden (Neuhofer et al., 2008).

1.2 Extrinsisches Rauschen im natürlichen Habitat

Extrinsisches Rauschen tritt bei der Übertragung eines Signals vom Sender zum Empfänger auf und kann – je nach Form des Übertragungskanals - verschiedene Ursachen haben. Faktoren wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Windgeschwindigkeit, Vegetationsdichte und Position von Sender und Empfänger beeinflussen die Stärke der Signaldegradation (Richards und Wiley, 1980; Römer, 2001). Schon aufgrund der sphärischen Ausbreitung und Absorption in der Atmosphäre kommt es mit zunehmender Distanz vom Sender zu einer Abnahme der Intensität des Signals, wodurch vor allem dessen Detektierbarkeit beeinträchtigt wird (Römer und Lewald, 1992). Die einfachste Lösung zur Erhöhung des Signal-Rausch-Verhältnisses ist sicherlich die Produktion eines ausreichend lauten Signals. Diese Möglichkeit unterliegt allerdings physikalischen und physiologischen Limitierung. Vor allem Insekten können aufgrund ihrer geringen Größe nur relativ hochfrequente Signale mit ausreichend hoher Intensität produzieren (Bennet-Clark, 1971). Die Abschwächung bei der Übertragung eines Signals steigt mit dessen Trägerfrequenz allerdings rapide an (Römer und Lewald, 1992). Aus diesem Grund wurden von den Sendern diverse Verhaltensanpassungen ausgebildet, um die bestmögliche Übertragung des Signals zu gewährleisten. So singen die Tiere beispielsweise oftmals von erhöhten Strukturen. Auch die Aktivitätszeit wird oftmals so gewählt, dass störendes Umgebungsrauschen so niedrig wie möglich ist oder auch die klimatischen Bedingungen für den Signaltransfer optimal sind (Römer, 2001).

Ein Signal muss allerdings nicht nur detektiert, sondern auch erkannt bzw. klassifiziert werden. Die Erkennung wird vor allem durch Änderungen der zeitlichen Struktur und des Spektralgehalts eines Signals erschwert (Wiley und Richards, 1982). So führen beispielsweise atmosphärische Turbulenzen wie Luftwirbel oder Temperaturgradienten zu Amplitudenfluktuationen, deren Frequenzkomponenten hauptsächlich unter 50 Hz liegen (Bradbury und Vehrencamp, 1998; Richards und Wiley, 1980). Da auch die Amplitudenmodulationen natürlicher Signale oftmals in diesem Frequenzbereich liegen, könnten sich diese besonders stark auf die Erkennung der Signale auswirken (Ronacher und Hoffmann, 2003). Die zeitliche Struktur eines Signals wird auch durch Streuungen und Echos gestört, vor allem dann, wenn Signale in Habitaten mit dichter Vegetation übertragen werden (Lang, 2000; Römer und Lewald, 1992).

Ein weiteres Problem stellt die Überlagerung des Signals mit biotischem Hintergrundrauschen durch Gesänge von Individuen der eigenen Art oder sympatrisch vorkommender Arten dar (Römer et al., 1989). Dieser strukturierte akustische Hintergrund hat naturgemäß ähnliche Modulationsfrequenzen wie das zu detektierende Signal. Um dieses Problem zu entschärfen, kommt es bei sympatrisch vorkommenden Arten oftmals zu einer zeitlichen Segregation der Gesangsaktivität (Gogala & Riede 1995). Bei Arten, die in dichten Populationen singen und sich mehrere Sender in akustischer Reichweite eines

Empfängers befinden, können Gesänge entweder synchron oder alternierend produziert werden (Greenfield, 1994). Des Weiteren wurde beobachtet, dass sich Individuen in einem gleichmäßigen Abstand voneinander positionieren um die wechselseitige Maskierung so gering wie möglich zu halten (Gerhardt und Huber, 2002; Römer und Bailey, 1998).

Auch die Verwendung redundanter Signale kann die Chance erhöhen, dass zumindest ein Teil der zu übermittelnden Information in ausreichender Qualität beim Empfänger ankommt (Ronacher et al., 2004). Die redundanten Gesänge von *Chorthippus biguttulus*, deren Länge die für die Gesangerkennung notwendige Dauer übersteigt, können als eine notwendige Anpassung an das extrinsische Rauschen im natürlichen Habitat der Tiere angesehen werden (Ronacher und Krahe, 1998; Ronacher et al., 2000). Die erhöhte Detektierbarkeit ist aber auch mit Kosten verbunden, da mit ihr eine erhöhte Parasitierungsrate und ein erhöhter Predationsdruck einhergehen können (Köhler und Lakes-Harlan, 2001; Lehmann und Heller, 1998; Zuk et al., 1996).

Trotz der geschilderten Verhaltensanpassungen von Seiten des Senders kann die extrinsische Degradation des Signals nur vermindert, aber nicht völlig verhindert werden. Der Empfänger muss also fähig sein, ein verhaltensrelevantes Signal aus dem Umgebungsrauschen zu extrahieren (Bregman, 1990). Hierfür können verschiedene Strategien angewendet werden:

1. „*matched filtering*“: Ein Mechanismus, der vor allem im auditorischen System von Vertebraten (Fletcher, 1940; Witte et al., 2005), aber auch bei Zikaden und Grillen (Fonseca et al., 2000; Kostarakos et al., 2009) die Detektierbarkeit des Signals erhöht, ist die Feinabstimmung zwischen dem sensorischen Filter und artspezifischen Signal. Dieses „*matched filtering*“ zur Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses funktioniert natürlich am besten bei Tieren, welche relativ schmalbandige Signale produzieren, was bei Feldheuschrecken und vielen Laubschrecken nicht der Fall ist (Gerhardt und Huber, 2002; Meyer und Elsner, 1996).
2. „*comodulation-masking-release*“: Darunter versteht man die verbesserte Detektion eines Tones, der sich in der Mitte eines schmalen Rauschbandes befindet, wenn Rauschbänder mit anderen Frequenzen hinzugefügt werden und die Amplitudenmodulationen dieser Rauschbänder korreliert sind. Dieses Phänomen wurde unter sehr artifiziellen Laborbedingungen bei vielen Vertebraten beobachtet (Langemann et al., 1995; Verhey et al., 2003). Da aber auch bei natürlichem Hintergrundrauschen die Energie in verschiedenen Frequenzbändern komoduliert ist (Nelken et al., 1999), scheint dieser Effekt auch im natürlichen Habitat relevant zu sein. Aufgrund der schlechten spektralen Auflösung kann dieser Mechanismus im auditorischen System von Feldheuschrecken aber vermutlich nicht zur Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses angewendet werden (Ronacher und Hoffmann, 2003).

Organismen mit schlechter spektraler Auflösung sind somit auf Filtermechanismen in der Zeitebene angewiesen, um das Signal-Rausch-Verhältnis zu erhöhen.

3. *Beschränkung der neuronalen Auswertung auf ganz bestimmte Zeitfenster:* Dieser Mechanismus kann in bidirektionalen Kommunikationssystemen zur Anwendung kommen (Dobler et al., 1994; Heller und von Helversen, 1986; Stumpner). Dabei muss die Antwort auf einen Gesang nach einem artspezifischen Intervall erfolgen. Nur in diesem kurzen sensorischen Zeitfenster wird die Antwort vom Empfänger ausgewertet und gegebenenfalls als attraktiv befunden. Die Wahrscheinlichkeit, dass gerade dann massive Störgeräusche auftreten verringert sich dadurch, dass keine langen Auswertefenster verwendet werden.
4. *Selektive Aufmerksamkeit:* Für diesen Mechanismus wurden lange Zeit höhere kognitive Leistungen vorausgesetzt wurden, bis sich herausstellte, dass ihm auch einfache Verarbeitungsprinzipien in der sensorischen Peripherie zugrunde liegen können. Im Omega-Neuron von Grillen konnte das neuronale Korrelat einer vorlaufenden Maskierung nachgewiesen werden. Die Spike-Antworten dieses Interneurons auf die Silben eines artspezifischen Gesangs werden stark unterdrückt, wenn davor ein Gesang mit höherer Intensität präsentiert wurde (Pollack, 1988; Römer und Krusch, 2000).
Die kontralaterale Inhibition zwischen den bilateral angelegten Omega-Neuronen führt auch dazu, dass die Antwort auf den letzteren von zwei kurz hintereinander präsentierten Gesängen unterdrückt wird (Römer et al., 2002). Durch dieses Prinzip könnten – je nach zeitlichem Auftreten - bestimmte Gesänge aus einem Orchester von simultan singenden Männchen herausgefiltert werden.
5. *Filterung artspezifischer Amplitudenmodulationen:* Ein weiterer in der Zeitebene arbeitender Mechanismus um das Signal-Rausch-Verhältnis zu erhöhen ist die Möglichkeit Filter für artspezifische Amplitudenmodulationen auszubilden.
Durch Untersuchungen mit SAM-Reizen an *Locusta migratoria* konnte bereits gezeigt werden, dass Rezeptoren und die Mehrheit der lokalen Interneuronen All-Pass Raten-MTF's aufweisen, während viele der aufsteigenden Neurone Tief-Pass oder Band-Stopp Charakteristika zeigen (Weschke und Ronacher, 2008; Wohlgemuth und Ronacher, 2007). Zellen mit dieser Selektivität hätten also das Potential, störende Amplitudenmodulationen, die aus dem Filterbereich fallen, aus dem degradierten Signal herauszufiltern.

1.3 Intrinsisches Rauschen im Nervensystem

Intrinsisches Rauschen tritt auf allen Ebenen eines Nervensystems - von der sensorischen Peripherie bis zum Output von Motorneuronen - auf. Da es zu den Effekten einer externen Signaldegradation hinzukommt, kann es ein fundamentales Problem für die Informationsverarbeitung darstellen (Rokem et al., 2006). Bevor auf die möglichen neuronalen Anpassungen eingegangen wird, die dieser Problematik entgegenwirken, sollen die Ursachen für dieses intrinsische Rauschen vorgestellt werden. Diese sind in Abbildung 1.2 am Beispiel der akustischen Verarbeitung von Feldheuschrecken zusammengefasst:

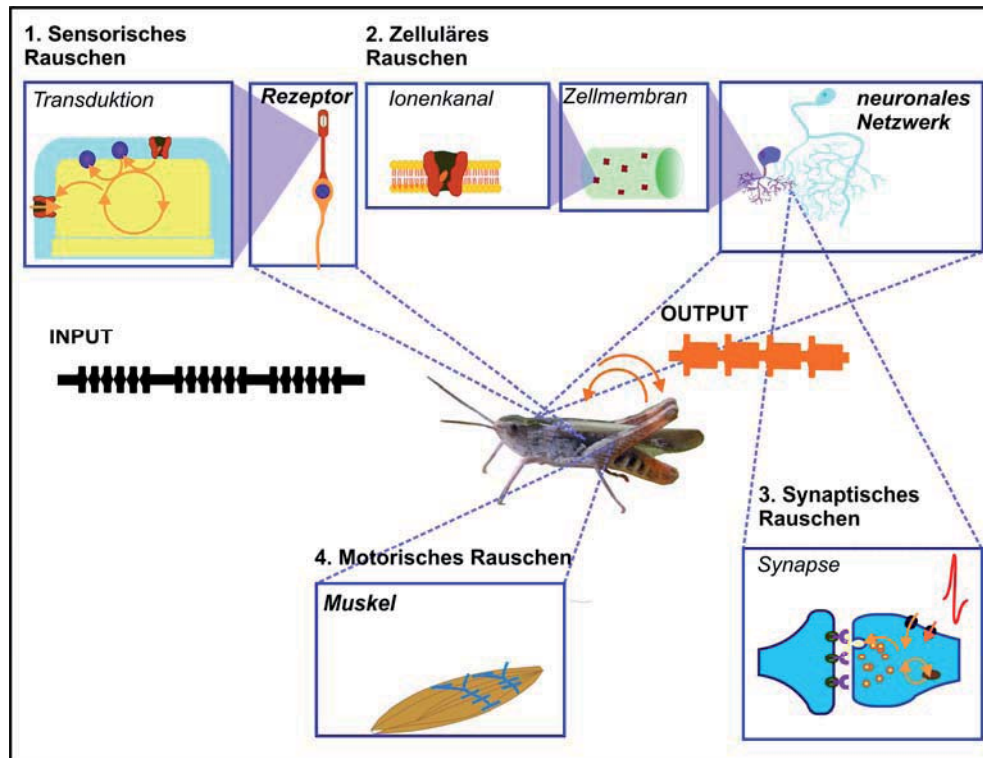


ABBILDUNG 1.2: ZUSAMMENFASSUNG DER RAUSCHQUELLEN, WELCHE ZU EINER ERHÖHTEN „TRIAL TO TRIAL“ VARIABILITÄT DER NEURONALEN ANTWORTEN FÜHREN KÖNNEN.

(Faisal et al., 2008)

1. *Sensorisches Rauschen:* Die ersten Störungen können schon bei der Transduktion des Signals in der sensorischen Peripherie auftreten (Lillywithe und Laughlin, 1979). Das danach in den Rezeptoren vorliegende Signal-Rausch-Verhältnis bestimmt die Möglichkeiten der Informationsverarbeitung, da auf nachfolgenden Verarbeitungsebenen nicht mehr Information extrahiert werden kann, als auf früheren Verarbeitungsebenen schon vorhanden war.
2. *Zelluläres Rauschen:* Dabei handelt es sich in erster Linie um elektrisches Rauschen, das vor allem durch das spontane Öffnen und Schließen von Ionen-Kanälen zustande kommt, wodurch stochastische Fluktuationen des Membranpotentials entstehen (Azouz und Gray, 1999; Kretzberg et al., 2001). Aufgrund ihres höheren Membranwiderstandes ist der Einfluss dieser Fluktuationen umso dramatischer, desto kleiner die betroffenen Zellen sind (Faisal et al., 2005). Sowohl die Initiierung, die Fortleitung als auch das zeitliche Auftreten von Aktionspotentialen kann durch dieses Kanalrauschen beeinflusst werden (Faisal und Laughlin, 2007). Dennoch wurde vielfach gezeigt, dass die Generierung von Aktionspotentialen durch direkte Strominjektion sehr präzise sein kann (Mainen und Sejnowski, 1995).
3. *Synaptisches Rauschen:* Zum einen können durch spontane Freisetzung von Neurotransmittern postsynaptische Ströme auftreten, welche nicht stimulusinduziert sind. Zum anderen kann die durch ein Aktionspotential ausgelöste Freisetzung eines Vesikels mit Neurotransmittern sehr unzuverlässig sein (Allen und Stevens, 1994). Da die synaptische Übertragung weitaus unzuverlässiger

ist als die Spikegenerierung, wird sie oftmals als Hauptverursacher der „trial to trial“-Variabilität angesehen (Zador, 1998).

4. *Motorisches Rauschen:* An der motorischen Endplatte, welche die Verbindungsnaht zwischen Motorneuron und Muskel darstellt, kommen sowohl zelluläres als auch synaptisches Rauschen zum Tragen. Auch auf die biochemische Kaskade, welche schlussendlich eine Muskelkontraktion auslöst, wirken diverse Rauschquellen (Capogrossi et al., 1988).

Die verschiedenen neuronalen Rauschquellen führen dazu, dass die Spikeantworten auf die wiederholte Präsentation eines identischen Stimulus niemals identisch ausfallen. Diese variablen neuronalen Antworten bilden aber die Grundlage für jede adäquate und verlässliche Interaktion mit der Umwelt. Organismen sollten deshalb im Laufe der Evolution Strategien entwickelt haben, um den Einfluss der intrinsischen Variabilität so gering wie möglich zu halten. Eine Möglichkeit ist die *Mittelung über viele Neurone*. Für eine erfolgreiche Verbesserung der Signalrepräsentation müssen allerdings viele Elemente mit redundanten Antworteseigenschaften vorhanden sein, zwischen denen das Rauschen nicht korreliert ist. Die starke Konvergenz von Rezeptorzellen auf lokale Interneurone im auditorischen System von Heuschrecken könnte diese Form der Reduktion intrinsischer Variabilität beispielsweise möglich machen. Die Heterogenität der aufsteigenden Interneurone macht eine Mittelung auf dieser Verarbeitungsebene allerdings eher unwahrscheinlich.

Eine weitere Möglichkeit ist die *Integration* der neuronalen Antworten *über längere Zeit*. Diese Integration geht allerdings auf Kosten des zeitlichen Auflösungsvermögens was bei der Verarbeitung der feinen Amplitudenmodulationen, welche ein Charakteristikum der Gesänge von Heuschrecken sind, wahrscheinlich nur sehr begrenzt sinnvoll ist. Dieses Problem könnte durch eine wiederholte Auswertung innerhalb kleiner Zeitfenster, wie es von Viemeister und Wakefield (Viemeister und Wakefield, 1991) vorgeschlagen wurde, umgangen werden.

1.4 Fragen

Wie auf den vorangegangenen Seiten aufgezeigt wurde, findet Kommunikation im natürlichen Habitat immer unter dem wechselseitigen Einfluss von extrinsischem und intrinsischem Rauschen statt. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Auswirkungen dieses Rauschens auf die Erkennung und Verarbeitung von akustischen Signalen bei der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* zu untersuchen.

Für die akustische Stimulation wurde ein artspezifischer Weibchengesang verwendet, dessen Umhüllende mit zufälligen Amplitudenmodulationen gestört wurde. So konnte direkt die zeitliche Feinstruktur des Gesanges manipuliert werden, welche für die Erkennung von entscheidender Bedeutung ist. Durch die Verwendung von verschiedenen Frequenzbereichen wurde getestet, ob bestimmte Modulationsfrequenzen das Signal stärker maskieren als andere. Die erstellten Stimulus-Ensembles wurden sowohl in

Verhaltensversuchen als auch in elektrophysiologischen Versuchen angewendet. Dieser neuroethologische Ansatz ermöglichte es, eine Reihe von generellen Fragen zu bearbeiten:

- *Wie wirkt sich die gezielte Degradation der Umbüllenden des Weibchengesanges auf die Erkennung des Signals durch die Männchen aus?* Die Auswirkung der artifiziellen extrinsischen Degradation des Weibchengesanges wurde in Verhaltensexperimenten an Männchen getestet. Dadurch sollte geklärt werden, ob sich für die einzelnen Individuen eine einheitliche Grenze der Signalerkennung (d.h. eine kritische Degradationsstufe) bestimmen lässt und ob diese Degradationsstufe abhängig vom verwendeten Degradationsband ist.

- *Wie wirkt sich die Degradation der Umbüllenden des Weibchengesanges auf dessen neuronale Repräsentation im auditorischen System aus?* Die Unterschiede in den neuronalen Antworten, welche entweder durch die artifizielle extrinsische Degradation oder durch intrinsisches Rauschen verursacht wurden, konnten durch die Anwendung einer Spiketrain-Metrik (van Rossum, 2001) quantifiziert werden. Durch die Untersuchung von Rezeptoren, lokalen und aufsteigenden Interneuronen sollte geklärt werden, wie sich der Einfluss der Degradation auf höheren Verarbeitungsebenen verändert. Darüber hinaus sollte getestet werden, ob der Einfluss der Degradation abhängig von den verwendeten Modulationsfrequenzen ist.

- *Welche Bedeutung hat das intrinsische Rauschen für die Degradation der neuronalen Repräsentation?* Mithilfe der Spiketrain-Metrik und weiterer Variabilitätsmaße sollte die systeminterne neuronale Variabilität quantifiziert und zwischen den Verarbeitungsebenen verglichen werden. Durch den Vergleich der neuronalen Antworten auf die degradierten Gesänge sollte des Weiteren untersucht werden, ob die neuronale Variabilität stimulusabhängig ist.

- *Wie stark können die neuronalen Antworten, welche ein und denselben Stimulus repräsentieren, voneinander abweichen?* Die Anwendung von verschiedenen Klassifikationsalgorithmen ermöglichte die Bestimmung von neurometrischen Schwellen, welche anschließend mit den Ergebnissen aus den Verhaltensversuchen verglichen wurden. So wurde auf Ebene der neuronalen Verarbeitung im Metathorakalganglion nach einem neuronalen Korrelat für die Grenzen der Signalerkennung gesucht.

- *Haben die diversen Selektionsdrücke, welche im Rahmen der akustischen Kommunikation auf den Empfänger wirken, zu einer speziellen Anpassung des metathorakalen auditorischen Systems geführt?* Die Spike-Metrik-Analyse eignete sich ebenfalls dazu, Unterschiede in den neuronalen Antworten von *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* zu quantifizieren. Dadurch konnte der Frage nachgegangen werden, ob die diversen Selektionsdrücke, welche auf den Empfänger wirken, zu einer speziellen Anpassung der auditorischen Elemente von *Chorthippus biguttulus* an die Kodierung artspezifischer Gesänge geführt haben.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere und Haltung

Für die Verhaltensversuche wurden Männchen von *Chorthippus biguttulus*; für die intrazellulären Ableitungen wurden sowohl adulte Männchen als auch Weibchen von *Locusta migratoria* und *Chorthippus biguttulus* verwendet. Beide Arten gehören zur Familie der Feldheuschrecken (Acrididae). Die europäische Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*, ein Vertreter der Unterfamilie Oedipodinae, wurde von öffentlichen Anbietern bezogen. Die Tiere wurden in Holzkäfigen bei einem Tag-Nacht-Zyklus von etwa 14 zu 10 Stunden gehalten und mit Tierschrot, Gras und Haferflocken gefüttert. Der Nachtigall-Grasshüpfer *Chorthippus biguttulus* gehört zur Unterfamilie der Gomphocerinae. Diese Art wurde in der Umgebung von Berlin, Göttingen und Erlangen gesammelt und an unserem Institut gezüchtet. Für die Zucht wurden die Gelege nach der Eiablage 2 Monate in Petrischalen mit feuchtem Granulat (Vermiculite Dämmstoffe, Deutschland) verwahrt. Da die Embryonalentwicklung von *Chorthippus biguttulus* eine obligatorische Diapause bei Temperaturen unter 10°C voraussetzt (Ingrisch und Köhler, 1998), mussten die Gelege nach der Verwahrung bei Zimmertemperatur für mindestens 2 Monate in den Kühlschrank (+4°C) umgelagert werden. Bei Bedarf wurden die Gelege in Holzkäfigen bei 30°C zum Schlupf gebracht. In diesen Käfigen wurden die Tiere bei einem Tag-Nacht-Zyklus von 16 zu 8 Stunden gehalten und mit diversen Grassorten (z.B. *Dactylis glomerata*, *Bromus erectus*, *Trifolium repens*) und Proteinzusatz (Nekton) gefüttert.

2.2 Stimuli

Die in der vorliegenden Arbeit verwendeten Gesangsstimuli wurden von Dr. Martin Stemmler von der LMU München zur Verfügung gestellt. Als Grundlage für die degradierten Gesänge diente die natürliche Silbe eines Weibchens von *Chorthippus biguttulus* (ABBILDUNG 2.1A), welche mit einem Pausenintervall von 20ms 12mal wiederholt wurde.

Degradation

Da Information über den Sender vor allem in der zeitlichen Struktur des Signals steckt (von Helversen und von Helversen, 1997), wurde spezifisch die Umhüllende des Weibchengesanges degradiert, indem gauß-verteilte Amplitudenmodulationen addiert

wurden. Die Degradation wurde dabei sukzessive in 3 dB Schritten erhöht. Das Rausch-Signal-Verhältnis ergab sich hierbei aus der Varianz des Rauschens σ_N zur Varianz des Signals σ_S .

$$NSR = 10 \cdot \log \frac{\sigma_N}{\sigma_S}$$

Für die einzelnen Wiederholungen einer Degradationsstufe wurde gefrorenes Rauschen verwendet, für die verschiedenen Degradationsstufen jedoch jeweils neues Rauschen generiert.

Die resultierende Gesangsumhüllende wurde mit dem Trägerspektrum eines repräsentativen Weibchengesangs gefüllt (von Helversen und von Helversen, 1997).

Die Anwendung unterschiedlicher Degradationsspektren sollte die Frage klären, welchen Einfluss verschiedener Störfrequenzen auf die Gesangserkennung haben. Sechs unterschiedliche Degradationsspektren wurden verwendet. Die Umhüllenden zweier Silben nach -3 dB bzw. 3 dB Signaldegradation sind in Abbildung 2.1B-G für die sechs verwendeten Degradationsspektren dargestellt.

Abbildung 2.1H zeigt das Amplitudenspektrum der Umhüllenden des Originalgesangs.

Die Grundfrequenz der Umhüllenden lag bei 10 Hz, was einer Periodendauer des Gesanges von 100 ms entspricht. Die höheren Frequenzkomponenten ergeben sich aus der Silbenfeinstruktur, wie beispielsweise dem Pulsmuster und den Lücken in den Silben. Abbildung 2.1I-N zeigt die Auswirkung einer Degradation bei 0 dB auf die Fourier-Komponenten der Umhüllenden des Gesanges. Das Ausmaß des jeweiligen Degradationsbandes ist grau hinterlegt aufgetragen; vor allem für die schmalen Bänder (0-100 Hz; 100-200 Hz) ist die Degradation im Amplitudenspektrum gut zu erkennen. Da die Gesamtintensität konstant gehalten wurde, bedeutete dies gleichzeitig, dass mit zunehmender Degradation der Beitrag des Originalsignals zum Amplitudenspektrum der Umhüllenden sukzessive abnahm (siehe Unterschied zwischen Abbildung 2.1H und Abbildung 2.1I-N).

Mit zunehmender Signaldegradation wurden auch die Pausen des Gesangs maskiert; um die Gesamtenergie konstant zu halten, musste dafür allerdings die Amplitude der Silben reduziert werden. Da sensorische Systeme auf einer logarithmischen Skala arbeiten, hatte dieser Effekt allerdings nur geringfügige Auswirkungen: Berechnete man beispielsweise das Integral der Silben-Umhüllenden des Originalgesanges und des mit 9 dB degradierten Gesanges, ergab sich eine Reduktion der Gesamtenergie um 1,2 dB. Die Pulsamplituden der Silben nahmen ebenfalls nur geringfügig ab (- 0,76 dB). Diese geringen Unterschiede können nach Betrachtung der Standardabweichungen der Kennlinien auditorischer Neurone außer Acht gelassen werden (Weschke und Ronacher, 2008).

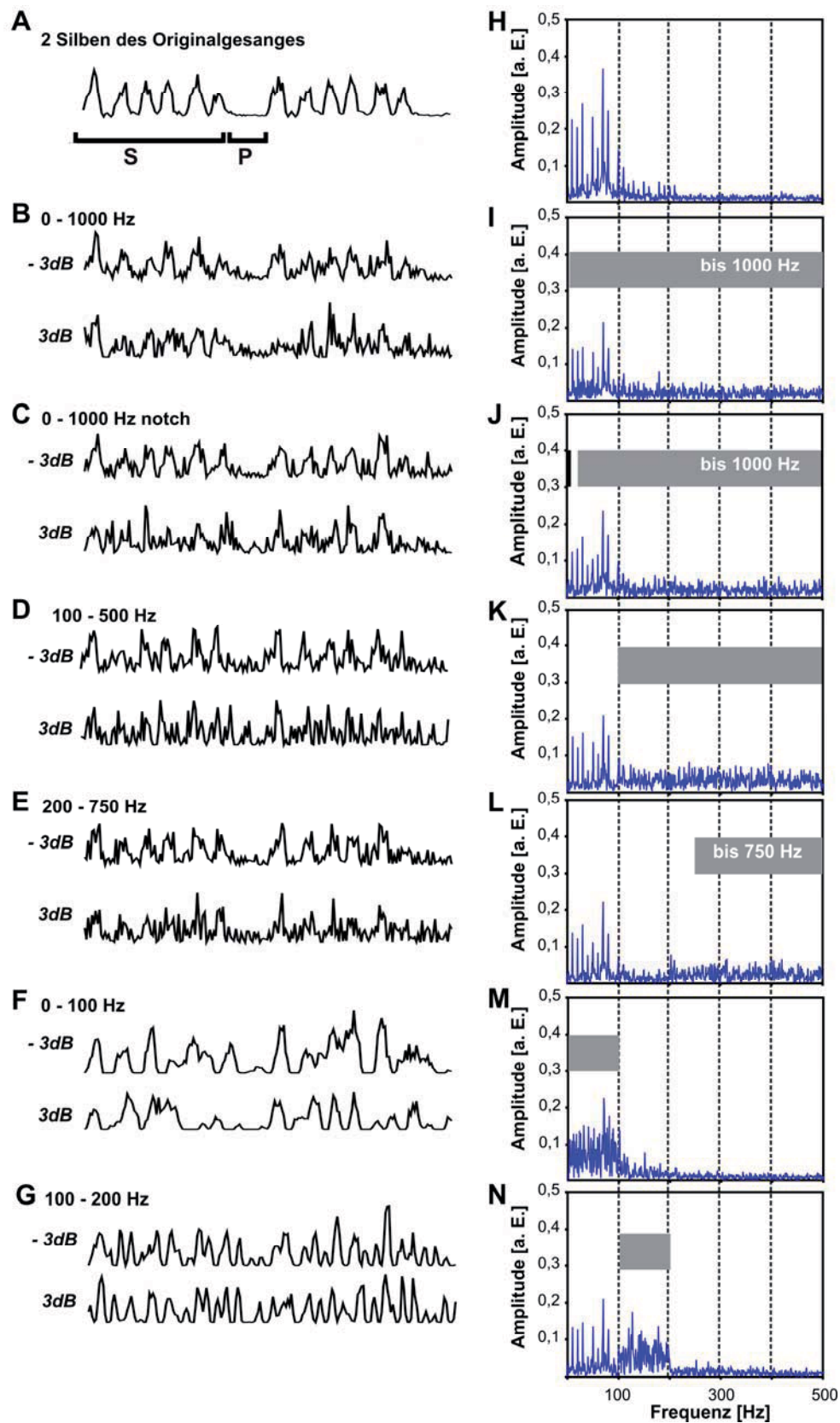


ABBILDUNG 2.1: UMHÜLENDE
VERWENDETEN MODELL-GESÄNGE.

UND AMPLITUDENSPEKTRA DER

2.3 Verhaltensversuche

2.3.1 Versuchsanordnung

Die Experimente wurden in einem schallisolierten Raum durchgeführt, dessen Wände mit Schaumstoffpyramiden ausgekleidet waren. Die Tiere wurden auf einem Tisch (90x90 cm) getestet, der ebenfalls mit Schaumstoff gedämmt und mit einem weißen Laken überzogen war. Die Temperatur während der Verhaltensversuche betrug 29-32 °C. Die Modellgesänge (siehe Kapitel 2.2) waren auf einem PC gespeichert und wurden über einen beweglichen Lautsprecher (Vifa Denmark, D26NC-55-06) präsentiert, der manuell im rechten Winkel zur Körperachse des Tieres ausgerichtet wurde. Die D/A-Konvertierung erfolgte bei einer Ausgaberate von 100 kHz (National Instruments, BNC-2110). Anschließend wurde das ausgegebene Signal verstärkt (Raveland, XA600) und die Intensität mit einem Schallmessgerät von Brüel & Kjær (Typ 2235 mit 1/2" Kondensatormikrophon 4133) an der Position des Tieres auf 60 ± 1 dB SPL kalibriert.

2.3.2 Versuchsdurchführung

Um den Einfluss der Signaldegradation des Weibchengesangs auf die Gesangserkennung des Männchens untersuchen zu können, wurden Playback-Experimente durchgeführt. In den Versuchen wurden nur Männchen verwendet, welche bereits vorab verlässlich auf einen Standard-Weibchengesang reagierten und somit ausreichend motiviert waren. Die Zahl der Männchen, welche getestet werden konnten, unterschied sich für die einzelnen Degradationsbänder (siehe Tabelle 1).

Tabelle 1: Anzahl der Tiere, die für die sechs verschiedenen Degradationsbänder getestet wurden

	0 – 1000 Hz	mit notch	100-500 Hz	200-750 Hz	0-100 Hz	100-200 Hz
N	59 Tiere	34 Tiere	44 Tiere	23 Tiere	20 Tiere	19 Tiere

Das Männchen wurde auf dem Versuchstisch freigelassen. Sobald es einen Lockgesang produzierte, wurde mit einem der beschriebenen Modellgesänge (siehe Kapitel 2.2) eine Weibchen-Antwort simuliert. Die verschiedenen Degradationsstufen wurden in zufälliger Reihenfolge präsentiert. Solange das Männchen den Weibchengesang erkannte, drehte es sich zur Schallquelle und sang erneut. Auf diesen Antwortgesang erfolgte wiederum ein Modellgesang, usw. Die Antworthäufigkeiten der Männchen wurden dabei protokolliert. Als Kontrolle der Motivation wurde zwischendurch immer wieder der Originalgesang präsentiert. Reagierte das Männchen darauf nicht mehr zu 100% wurde der Versuch abgebrochen und es ging nur jener Versuchsteil in die Analyse ein, in der das Tier noch ausreichend motiviert war.

2.3.3 Analyse

Als Maß für die Degradationsstufe, bei welcher keine Gesangserkennung mehr möglich war, wurde jenes Degradationsniveau berechnet, bei welchem die Verhaltensreaktion des Tieres auf 50% bzw. 25% abfiel (= kritische Degradationsstufe oder bKDS). Eine Schwelle von 50% wird in Go/NoGo-Experimenten häufig angewendet und entspräche bei einer mittleren „false-alarm“ Rate von 3,6 % einem d' von 1,8 (Dooling und Okanoya, 1995; Klump und Baur, 1990). Die Männchen von *Chorthippus biguttulus* reagierten fast nie auf reines Rauschen; die „false-alarm“ Rate der Tiere ist also sehr niedrig (siehe auch (Ronacher und Krahe, 2000)). Tiere, für welche keine kritische Degradationsstufe bestimmt werden konnte und die auf das reine Rauschen reagierten, wurden aus der Analyse ausgeschlossen (Ausnahme 0 – 100 Hz, siehe Kapitel 3.1). Für das 0 – 1000 Hz Degradationsband konnte beispielsweise für neun Tiere keine kritische Degradationsstufe ermittelt werden. Fünf dieser Tiere reagierten nicht auf das reine Rauschen („false-alarm“ Rate von 0%), für die restlichen Tiere lag die „false-alarm“ Rate über 10 %, diese Tiere gingen nicht in die weitere Analyse mit ein.

Statistik:

Zum Vergleich der bKDS wurden mittels SPSS (Version 16.0; SPSS Inc.) nichtparametrische statistische Tests durchgeführt. Alle Tests wurden zweiseitig durchgeführt.

2.4 Elektrophysiologie

2.4.1 Präparation

Obwohl die Präparation von *Chorthippus biguttulus* aufgrund der geringen Größe dieser Art etwas mehr Fingerspitzengefühl erforderte, war die generelle Vorgehensweise die gleiche wie bei *Locusta migratoria*. Die Tiere wurden zunächst dekapitiert und Beine und Flügel entfernt. Nachdem die Abdomenspitze weg geschnitten wurde, konnte der Darm mit einer Pinzette herausgezogen werden. Anschließend wurde das Präparat an der Ventralseite mit einem Wachs-Kollophonium Gemisch auf einem über ein Peltier-Element beheizbaren Tierhalter befestigt. Um das ventrale Diaphragma unter welchem sich die Ganglien des Thorax befinden freizulegen, wurden von dorsal das Pronotum, das Tergum, hinterliches Fett und Muskelgewebe entfernt. Die Konnektive zwischen Pro- und Mesothorakalganglion wurden durchtrennt. Nachdem die Muskelspange zwischen Meta- und Mesothorakalganglion entfernt wurde, konnten die beiden Ganglien auf einem Chrom-Nickel Löffel gehoben werden, welcher zur Stabilisierung diente. Im Falle starker Atembewegungen wurden die Abdominalnerven durchtrennt. Der freigelegte Thorax wurde mit einer Ringer Lösung (Pearson und Robertson, 1981) aufgefüllt, welche den Ionen-Haushalt des Systems konstant hielt und ein Austrocknen der Ganglien verhinderte.

2.4.2 Versuchsaapparatur

Um die Ableitung von Störungen durch die Netzspannung abzuschirmen, wurden sämtliche Versuche in einem Faradaykäfig durchgeführt, welcher auf einem vibrationsgedämpften Stahltisch gelagert war. Der Innenraum des Käfigs war mit Schaumstoffpyramiden ausgekleidet, wodurch Schallreflexionen während der akustischen Stimulation verringert werden konnten. Nach vollendeter Präparation wurde der Tierhalter im Faradaykäfig mittig zwischen zwei Lautsprechern positioniert, wobei der Abstand zwischen der Körperlängsachse des Tieres und dem Lautsprecher 30 cm betrug. Die optische Vergrößerung des Präparats wurde durch ein schwenkbares Binokular (Leica Wild M3C) gewährleistet. Hinter dem Präparat befand sich der Mikromanipulator (Leitz), durch welchen die Ableit-Elektrode exakt positioniert werden konnte. Die Referenzelektrode wurde im Abdomen des Tieres befestigt.

2.4.3 Ableitungen

Es wurden intrazelluläre Ableitungen auditorischer Neuronen im Metathorakalganglion durchgeführt. Aus Borosilikat-Glaskapillaren mit Filament (GC100F-10; Harvard Apparatus Ltd.) wurden in einem Puller (Brown-Flaming P-87 oder Sutter Instruments P-2000) scharfe Elektroden gezogen. Diese wurden mit einer 3-5% Lucifer-Yellow-Lösung (Sigma-Aldrich) in 0,5M LiCl gefüllt. Die Elektrodenwiderstände lagen zwischen 25 und 100 M Ω . Lucifer-Yellow ist ein fluoreszierender Farbstoff, der am Ende der elektrophysiologischen Untersuchung durch Hyperpolarisation (0,5-2 nA) iontophoretisch in die Zelle gepumpt wurde.

Nach der Färbung wurde das Meso- und Metathorakalganglion herauspräpariert und in einer 4%igen Formalin in Ringer-Lösung für 45 Minuten fixiert. Anschließend wurde das Präparat in einer aufsteigenden Alkoholreihe (50%, 60%, 70%, 90%, 100%, 100%) für jeweils 10 Minuten dehydriert und in einer Methylsalicylat-Lösung aufgeklart. Das gefärbte Neuron konnte nun unter dem Fluoreszenzmikroskop (Olympus) gezeichnet und morphologisch identifiziert werden.

Das Ableitsignal wurde in einem Vorverstärker (Bramp-01; NPI) 10fach verstärkt und über einen A/D-Konverter (PCI-MIO-16E-4, 12bit) mit einer Abtastrate von 20 kHz in einen PC eingelesen. Die Aktionspotentiale wurden online mit einem in Labview 5.0 (National Instruments) erstelltem Programm „Recordine“ (M. Hennig, A. Franz) aufgezeichnet. Die Ableitsignale wurden über einen Audioverstärker auch hörbar gemacht, eine zusätzliche optische Kontrolle lieferte ein Oszilloskop (Hameg).

Tabelle 2 zeigt eine Auflistung der abgeleiteten Zellen. Zellexemplare wurden oftmals mit mehreren Degradationsbändern getestet.

Tabelle 2: Auflistung der Zellen, welche für die jeweiligen Degradationsbänder getestet wurden.

Zelltyp	0 – 1000 Hz		mit notch		100-500 Hz		200-750 Hz		0-100 Hz		100-200 Hz	
	C.b.	L.m.	C.b.	L.m.	C.b.	L.m.	C.b.	L.m.	C.b.	L.m.	C.b.	L.m.
REZ	2	11	1	3						2		2
TN1	12	13	8	5	5	6	3	4	2	3	2	3
BGN1	2	8		2					1	4		3
UGN1		5		2		1				1		1
UGN3	1											
TN4	1		1									
AN1	3	6	1	1		2			1	2		1
AN2	3	6		1		2			1	3		1
AN3	4	4	3	2	2	1		1	2	4	1	2
AN4	1											
AN6	1											
AN7		1							1			
AN 12	2		2		1				2		1	
AN?	2	1										

Die Nomenklatur der Zellen ergibt sich aus der Verarbeitungsebene (Rezeptoren - REZ, lokale Interneurone - LN, aufsteigende Interneurone - AN), welcher sie angehören (Marquart, 1985; Stumpner, 1988). Die lokalen Neurone werden auf Basis ihres Verzweigungsmusters weiter unterteilt:

- UGN.. = uniganglionäres Neuron; die Verzweigungen sind auf das Metathorakalganglion beschränkt.
- BGN.. = biganglionäres Neuron; im Meta- und Mesothorakalganglion verzweigt.
- TN.. = Neuronen mit auf und absteigenden Strukturen

2.4.4 Stimulation

Die Ausgabe der akustischen Stimuli wurde über das Programm ‚Recordine‘ (M. Hennig, A. Vogel) angesteuert. Die digital gespeicherten Reize wurden mit einer Abtastrate von 100 kHz über einen D/A-Wandler (PCI-MIO-16E-1, National Instruments) zu einem digitalen Abschwächer (PA5, Tucker-Davis Technologies) und danach an einen Verstärker (Mercury 2000, Jensen, Pulheim, Germany) weitergeleitet. Die akustische Reizung erfolgte über einen der beiden Lautsprecher (Hochton, (D2905/9700a, Scanspeak). Ob die Reizausgabe über den linken oder den rechten Lautsprecher erfolgte, war von der Richtungspräferenz der jeweils abgeleiteten Zelle abhängig – es wurde jene Seite ausgewählt, auf welche die Zelle am stärksten ansprach. Zur akustischen Stimulation wurden die eingangs beschriebenen degradierten Gesänge verwendet. Die Reihenfolge der Stimuli entsprach der sukzessiven Degradierung des Originalgesangs, wobei diese Stimulusfolge 10mal wiederholt wurde. Wie bereits in bei den Verhaltensversuchen beschrieben, wurde die Reizintensität mit einem Schallmessgerät von Brüel & Kjær (Typ 2235 mit 1/2" Kondensatormikrophon 4133) an der Position des Präparates kalibriert.

Intensitätskennlinie

Abgeleitete Zellen wurden als auditorische Neurone erkannt, wenn sich ihre Feuerrate in Abhängigkeit von einem akustischen Suchreiz (100ms weißes Rauschen mit 1 s Intervallen) veränderte. Vor dem Start des Stimulusprotokolls wurde entweder manuell die Antwortschwelle und Richtungsabhängigkeit der abgeleiteten Zelle oder zusätzlich eine genaue Intensitätskennlinie (500ms weißes Rauschen, 30-84 dB in 6 dB Schritten) bestimmt.

Modellgesänge

Zur akustischen Stimulation wurden jene Gesänge verwendet, welche bereits in Kapitel 2.2 vorgestellt wurden.

2.4.5 Datenanalyse

Mit einem im Labview 5.0 erstellten Programm ‚Triggerine‘ (M. Hennig, A. Vogel) wurden die Spikezeitpunkte der digitalisierten Ableitungen bestimmt. Diese ermittelten Spikezeitpunkte wurden für alle weiteren Analyseverfahren verwendet.

Distanzmetrik nach van Rossum

Der Schwerpunkt der Auswertungen lag auf der Spiketrain-Metrik nach van Rossum (van Rossum, 2001). Mit Hilfe dieses Verfahrens ließ sich die Distanz (d.h. Unähnlichkeit) zwischen zwei Spiketrains quantifizieren. Gegenüber anderen Spiketrain-Metriken hat diese Methode den Vorteil, dass ihr Algorithmus intuitiv sehr eingängig und auch physiologisch erklärbar ist. Hierbei werden die einzelnen Aktionspotentiale mit einer Alphafunktion $h(t)$ gefaltet:

$$h(t) = \theta(t) \frac{t}{\tau'} \exp(-t/\tau')$$

Die angewendete Alphafunktion kann als Imitation eines postsynaptischen Potentials angesehen werden. Der freie Parameter τ gewichtet hierbei den Einfluss des zeitlichen Auftretens einzelner Spikes.

$$\tau \approx \frac{\tau'}{2,45}$$

Bei der Analyse mit einem $\tau \rightarrow 0$ entspräche die Metrik einem Koinzidenzdetektor während bei einem $\tau \rightarrow \infty$ nur Spikezahlunterschiede in die Distanz mit eingehen würden. Die aus der Faltung mit $h(t)$ resultierenden Funktionen werden nun voneinander subtrahiert. Das Integral dieses Differenzverlaufes ist ein Maß für die Unähnlichkeit bzw. Distanz $D(f, g)$ zwischen den beiden Spiketrains.

$$D(f, g) = \sqrt{\left[\frac{1}{\tau} \int_0^{\infty} dt [f(t) - g(t) * h(t)]^2 \right]}$$

Klassifikationsleistung und optimales τ

Basierend auf den Distanzen kann durch Anwendung eines unüberwachten Klassifikationsalgorithmus (Machens, 2002) die Unterscheidbarkeit zwischen einzelnen Stimuli auf Grundlage der neuronalen Antworten quantifiziert werden. Eine korrekte Klassifikation ist hierbei dann gegeben, wenn die Spiketrains, welche in Antwort auf Wiederholungen eines Stimulus erfolgten zueinander ähnlicher sind (d.h. geringere Distanzwerte ergeben) als zu Spiketrains in Antwort auf alle weiteren Stimuli. Der Algorithmus wählt für jeden getesteten Stimulus zufällig einen Muster-Spiketrain aus. Alle übrigen Spiketrains werden nun jenem Muster-Spiketrain zugeordnet, welchem sie am ähnlichsten sind (d.h. zu dem sie die geringste Distanz aufweisen). Nun kann bestimmt werden, ob ein Spiketrain korrekt jenem Stimulus zugeordnet wurde in Antwort dessen er auch generiert wurde oder nicht. Dieser Vorgang wird für alle möglichen Kombinationen von Muster-Spiketrains wiederholt, wodurch sich die mittleren Klassifikationswahrscheinlichkeiten berechnen lassen.

Für auditorische Neurone von *Locusta migratoria* wurde bereits nachgewiesen, dass die Unterscheidbarkeit einzelner SAM-Stimuli vom Auflösungsparameter τ abhängig ist (Wohlgemuth und Ronacher, 2007). Um die absoluten Kodierungskapazitäten einzelner Zellen und Verarbeitungsebenen miteinander vergleichen zu können wurde in der vorliegenden Arbeit allerdings, falls nicht anders angeführt, der Wert von τ auf 5 ms festgelegt. Dass diese Festlegung gerechtfertigt ist, soll anhand folgender Ergebnisse erläutert werden, welche aus Versuchen mit dem 0-1000 Hz Rauschband stammen. Auf Grundlage des bereits vorgestellten Clusteralgorithmus, wurde die Abhängigkeit der Klassifikationsleistung von der Zeitkonstante τ berechnet. Die Ergebnisse dieser Analyse sind in Abbildung 2.2 für lokale und aufsteigende Interneurone von *Chorthippus biguttulus* (A,B) und *Locusta migratoria* (C,D) dargestellt.

Im Mittel kam es zu einer Abnahme der korrekten Zuordnungsleistung von den lokalen zu den aufsteigenden Interneuronen. Vertreter des TN1 erreichen sogar eine prozentuale Zuordnung von 100%. Betrachtet man die geringen Unterschiede zwischen den Signalumhüllenden der ersten Degradationsstufen, ist diese hohe Klassifikationsleistung sehr beträchtlich. Auf der Stufe der aufsteigenden Neurone erreichten sowohl bei *C.b.* (AN1; AN3) als auch bei *L.m.* (AN2, AN3) nur 2 Zellen Zuordnungswerte von über 80 %. Die grundsätzliche Bandpass-Form der Optimumskurven unterscheidet sich nicht zwischen den untersuchten Verarbeitungsebenen, die Breite der Kurven ist hingegen sehr unterschiedlich.

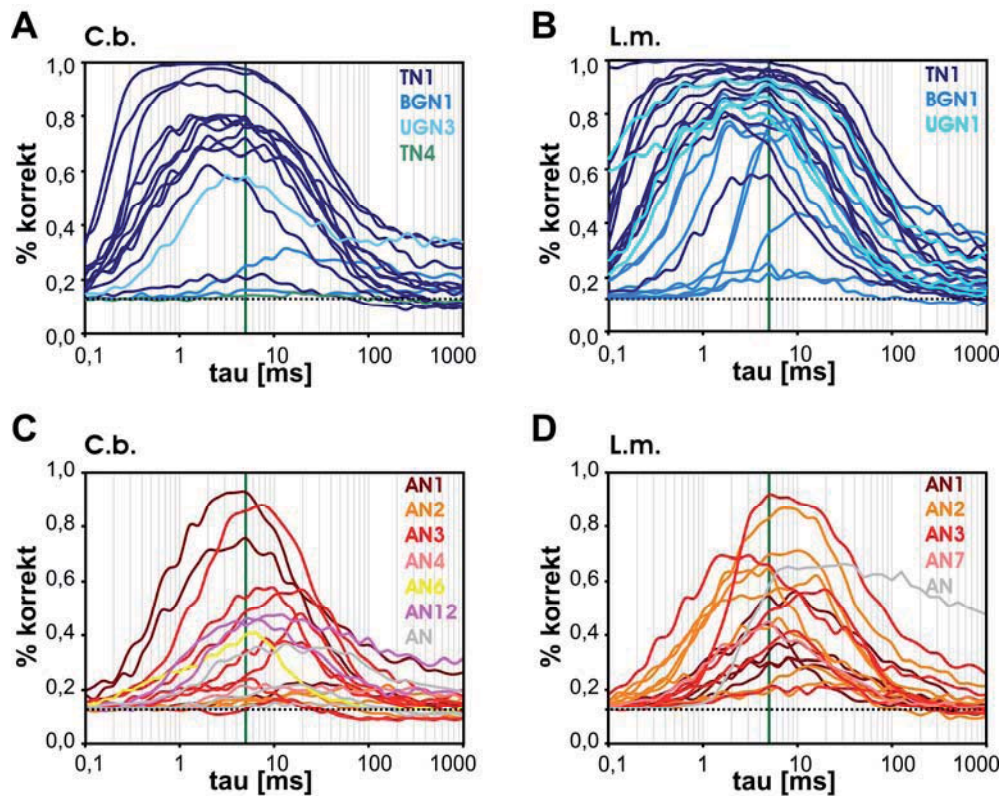


ABBILDUNG 2.2: OPTIMALES τ FÜR DIE UNTERSCHIEDBARKEIT DER DEGRADATIONSSTUFEN DES 0–1000 HZ FREQUENZBANDES.

Die Abszisse zeigt auf einer logarithmischen Skala die untersuchten τ -Werte in ms, auf der Ordinate ist die prozentuale korrekte Zuordnung aufgetragen. Das τ von 5 ms ist als vertikale, grüne Linie hervorgehoben. Die unterbrochene schwarze Linie gibt das Zufallsniveau der Zuordnung an (12,5%, da 8 Degradationsstufen). Die Ergebnisse aller untersuchten lokalen Interneurone sind getrennt für *Chorthippus biguttulus* (A) und *Locusta migratoria* (B) dargestellt. (C) und (D) zeigen die Ergebnisse für alle aufsteigenden Zellen, ebenfalls getrennt für beide untersuchten Arten. Die verschiedenen Zelltypen sind farbkodiert getrennt dargestellt (siehe Inset).

In Abbildung 2.3 sind die optimalen τ -Bereiche dargestellt, welche den τ -Bereich umfassen, der 10% unterhalb des Klassifikationsmaximums liegt. Die Optimumsbereiche der lokalen Interneurone sind tendenziell breiter als die der Rezeptoren und aufsteigenden Interneurone. Die optimalen τ -Bereiche der aufsteigenden Interneurone waren zu etwas höheren Werten verschoben, dennoch liegt ein τ von 5ms für den Großteil der Zellen noch innerhalb des optimalen Bereichs. Aus diesem Grund wurde, falls nicht anders vermerkt, für alle Verarbeitungsebenen ein τ von 5ms verwendet, um Spiketrain Distanzen zu berechnen.

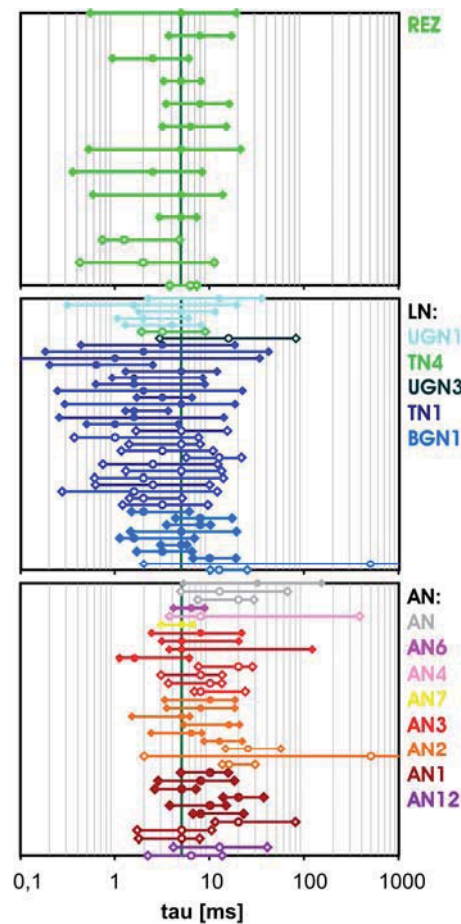


ABBILDUNG 2.3: OPTIMALE T-BEREICHE FÜR DIE UNTERSCHIEDBARKEIT DER DEGRADATIONSTUFEN

Rezeptoren (oben), lokale (mitte) und aufsteigenden (unten) Neuronen. Hierzu wurde die maximal erreichte Zuordnungsleistung jeder Zelle auf 100% gesetzt und davon ausgehend der Bereich erfasst, der 10% unter diesem Maximum liegt. Die Optimumsbereiche wurden einschließlich der Grenzwerte (Rauten) und des Maximums (Kreis) für unterschiedliche Zelltypen farbig erfasst.

Normierung der Spiketrain-Distanzen

In früheren Studien konnte bereits gezeigt werden, dass es auf höheren Verarbeitungsebenen im Mittel zu einer Abnahme der Feuerrate kommt (Vogel et al., 2005). Diese Beobachtung konnte anhand der Berechnung der mittleren Feuerraten in Antwort auf den Originalgesang erneut bestätigt werden (Abbildung 2.4).

Da die über die Spiketrain-Metrik ermittelte Distanz zwischen zwei Spiketrains stark von deren Feuerrate abhängt, wurde für jede Zelle eine Normierung der Distanzen mit der jeweiligen mittleren Feuerrate in Antwort auf den Originalgesang vorgenommen. Dies soll anhand folgender Simulation begründet werden.

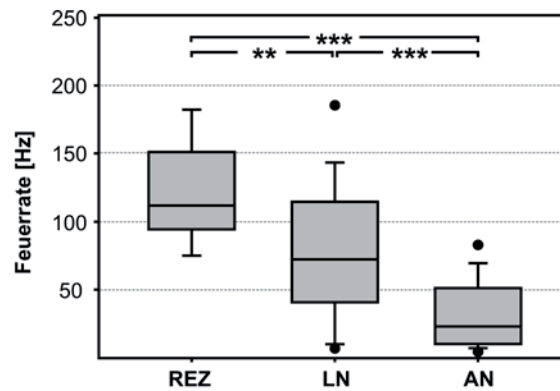


ABBILDUNG 2.4: VERTEILUNG DER FEUERRATEN IN ANTWORT AUF DEN ORIGINALGESANG.

Mit steigender Verarbeitungsebene kam es zu einer signifikanten Abnahme der Feuerrate ($\chi^2 = 34,707$; $p < 0,0001$; Kruskal-Wallis-Test; REZ-LN: $Z = -2,991$; $p = 0,003$; REZ-AN: $Z = -5,137$; $p < 0,0001$; AN-LN: $Z = -4,215$; $p < 0,0001$, Mann-Whitney-U-Test). Rez: 13; LN: 42; AN: 34

Es wurden poisson-verteilte Spiketrains generiert, deren Spikezahl in 10er-Schritten von 10 auf 270 Spikes/1,2 Sek erhöht wurde. Jeder Spiketrain mit einer bestimmten Spikezahl wurde 10mal wiederholt, wobei die Spikezeitpunkte der einzelnen Spikes im Mittel um 5 ms variiert wurden (Abbildung 2.5A). Die Matrix in Abbildung 2.5B zeigt die ermittelten Distanzwerte welche aus den Paarvergleichen der Spiketrains mittels der van Rossum Metrik ($\tau = 5\text{ms}$) hervorgingen. Die Quadrate entlang der Diagonalen, welche sich von links unten nach rechts oben ziehen, beinhalten die intrinsischen Distanzwerte einer Spiketrain-Klasse. Die intrinsischen Distanzwerte für diese Spiketrains wurden gemittelt (Abbildung 2.5C, oberste Kurve). Da für alle Spiketrain-Klassen die gleiche zeitliche Variabilität hinzugefügt wurde (5 ms „Jitter“), ist der Anstieg dieser intrinsischen Distanzen auf den Anstieg der Feuerrate zurückzuführen. Werden diese Distanzkurven nun mit der Quadratwurzel der mittleren Spikezahl normiert (offene blaue Symbole), kann unabhängig von der Feuerrate die „wahre“, hier künstlich erzeugte intrinsische Variabilität gemessen werden. Die Abhängigkeit der intrinsischen Distanz von der Feuerrate ist zusätzlich für einen mittleren „Jitter“ von 1ms dargestellt, die normierten Distanzwerte dieser Simulation (geschlossene, rote Symbole) lagen unterhalb der Distanzwerte, welche sich bei einem mittleren „Jitter“ von 5 ms ergaben.

Durch die Normierung der Distanzwerte mit der Wurzel der mittleren Spikezahl der Zellen in Antwort auf den Originalgesang konnte somit Feuerratenunterschiede als Ursache für Distanzunterschiede zwischen den Zellen ausgeschlossen werden. Auch durch den Vergleich der Distanzwerte von natürlichen Spiketrains in verschiedenen langen Zeitfenstern konnte gezeigt werden, dass mit der Wurzel der Spikezahl normiert werden muss.

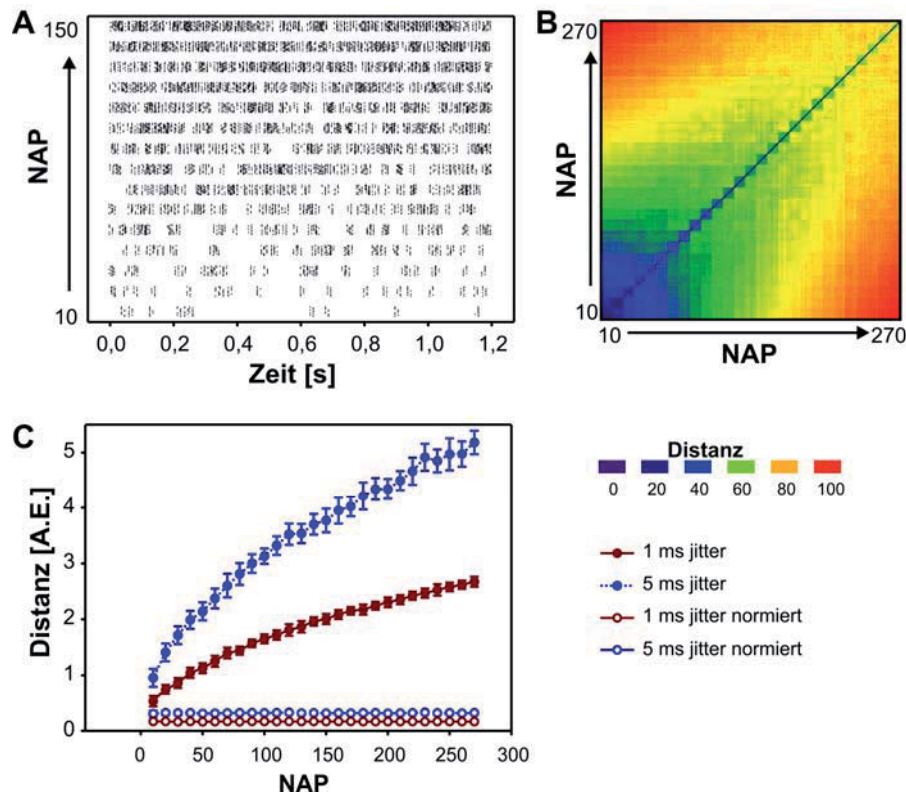


ABBILDUNG 2.5: ABHÄNGIGKEIT DER SPIKETRAIN-DISTANZEN VON DER FEUERRATE.

A) Poisson-verteilte Spiketrains. Für jede Feuerrate wurden zehn Trials generiert (Abszisse, von unten nach oben ansteigende Feuerrate); die Spikezeitpunkte wurden im Mittel um 5 ms variiert. B) Zusammenfassung der Distanzwerte, welche sich durch den paarweisen Vergleich aller Spiketrains ergaben ($\tau = 5\text{ms}$). Die Distanzen wurden über die Gesamtlänge des Gesanges ermittelt. Die Spiketrains sind mit steigender Feuerrate von unten nach oben bzw. links nach rechts aufgetragen. Die Distanzen sind von blau (geringe Distanz) zu rot (hohe Distanz) farbkodiert (siehe Inset). Die kleinen Quadrate entlang der Diagonalen, welche von rechts oben nach links unten verläuft, quantifizieren die intrinsische Variabilität, welche sich aus der artifiziellen Verjitterung der Spikes ergab. C) mittlere intrinsische Distanz (Ordinate) der Poisson Spiketrains in Abhängigkeit von der Feuerrate (Abszisse) für einen Jitter von 5 ms (blau, gestrichelte Linie) bzw. 1 ms (rot, durchgezogene Linie). Die Abhängigkeit der Distanz von der Feuerrate ist nicht linear, sondern entspricht einer Wurzelfunktion. Nach der Normierung der Distanzen mit der Wurzel der mittleren Feuerrate unterscheiden sich die Distanzen nur noch aufgrund ihres unterschiedlichen „Jitters“ voneinander (offene Symbole).

Bestimmung neurometrischer Schwellen:

Um die Reaktions-Abbrüche der Männchen in den Verhaltensversuchen mit den Änderungen der neuronalen Repräsentation in auditorischen Neuronen vergleichen zu können, musste für jede Zelle eine neuronale kritische Degradationsstufe (nKDS) bestimmt werden. Dieser Vergleich zwischen Neurophysiologie und Verhalten wurde auf das 0 – 1000 Hz Degradationsband beschränkt, da für dieses die meisten Neurone (REZ: 13, LN: 42, AN: 34) getestet werden konnten. Dazu wurden zwei verschiedene Ansätze gewählt:

Unterscheidbarkeits-Analyse

Die erste Analyse leitete sich von dem überwachten Clusteralgorithmus nach Machens (Machens, 2002) ab und entsprach dem Prinzip eines statistischen Tests, was auch durch eine Simulation des Wilcoxon-Testes bestätigt werden konnte, welche ähnliche Ergebnisse lieferte (Daten nicht gezeigt). Dabei wurde quantifiziert, ob sich die *extrinsischen Distanzen* – d.h. Unterschiede zwischen Spiketrains in Antwort auf den Original- und einen degradierten Gesang – verlässlich von den *intrinsischen Distanzen* – d.h. Unterschieden zwischen Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang – unterscheiden ließen. Hierfür wurde aus der intrinsischen und einer extrinsischen Distanzverteilung ein Wertepaar zufällig ausgewählt und miteinander verglichen. War der extrinsische Distanzwert größer als der intrinsische Distanzwert, wurde er der Rauschklasse zugerechnet. Dieser Vorgang wurde für jede Degradationsstufe 1000x wiederholt, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Zuordnung der Spiketrains zur Rauschstufe in Abhängigkeit von der Degradationsstufe berechnet werden konnte (siehe auch (Ronacher und Krahe, 2000)). Das nKDS einer Zelle entsprach nun jener Degradationsstufe, bei welchem die Zuordnungswahrscheinlichkeit der Spiketrains zur Rauschklasse die 95%-Marke überschritt. Die zugelassene Fehlerquote entsprach also einem Signifikanzniveau von $p = 0,05$ ($d' = 2$). Zusätzlich wurden die nKDS auch mit einer zugelassen Fehlerquote von $p = 0,07$ ($d' = 1,8$) bestimmt.

Unüberwachte Clusteranalyse

Alternativ dazu wurde ein unüberwachter Clusteralgorithmus (Slonim et al., 2005) angewendet. Dieser Algorithmus basiert ebenfalls auf den Spiketrain Distanzen, wobei allerdings - anders als beim oben vorgestellten Verfahren - die Information aller Paarvergleiche zu Festlegung von Klassengrenzen zwischen den Spiketrains herangezogen wurde. Die Anzahl der Klassen ist frei wählbar und wurde auf 2 festgelegt (d.h. eine „Orig“-Klasse und eine „Rausch“-Klasse). Die Grenze zwischen beiden Klassen entsprach nun jenem Punkt, bei welchem die Zuordnungswahrscheinlichkeit zu einer Klasse auf 50% absank. Wenn mit zunehmender Signaldegradation die Zuordnungswahrscheinlichkeit zur „Orig“-Klasse kontinuierlich abnahm, konnte eine einfache Klassengrenze bestimmt werden. Die Zuordnung der Spiketrains zu einer der beiden Klassen war allerdings nicht für alle Zellen so eindeutig. Um die Zuverlässigkeit der Klassenbildung zu quantifizieren, wurde ein Monte-Carlo Verfahren angewendet. Aus der Distanzmatrix einer Zelle wurden durch zufälliges Auswählen von fünf der zehn Spiketrains pro Degradationsstufe 100 Submatrizen erstellt, für welche die Clusteranalyse durchgeführt wurde. Zellen, bei welchen für weniger als 50 dieser 100 Teilmatrizen eine eindeutige Klassengrenze definiert werden konnten, wurden aus der weiteren Analyse ausgeschlossen. Dies war für 8 der 42 untersuchten lokalen Interneuronen und für 14 der 34 aufsteigenden Neuronen der Fall. Die mittlere Standardabweichung der einfachen Klassengrenzen betrug 1,5 dB für Rezeptoren, 1,7 dB für lokale Interneurone und 1,9 dB für aufsteigende Interneurone.

Quantifizierung der Intrinsischen Variabilität

Die Gesamtvariabilität wurde – wie bereits beschrieben – anhand der Spikemetrik nach van Rossum bestimmt. Die Antwortvariabilität eines Neurons setzt sich aber prinzipiell aus zwei Komponenten zusammen:

- Variabilität im zeitlichen Auftreten eines Spikes
- Zuverlässigkeit des Auftretens eines Spikes

Diese zwei Formen der Antwortvariabilität sind anhand zweier fiktiver Neurone in Abbildung 2.6 dargestellt.

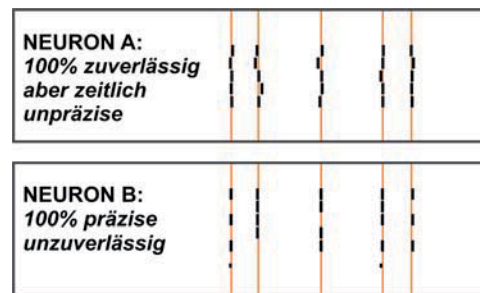


ABBILDUNG 2.6: PRÄZISION UND VERLÄSSLICHKEIT

Neuron A antwortet zu 100% zuverlässig – jeder Spike in der ersten Wiederholung hat einen korrespondierenden Spike in jeder weiteren Wiederholung. Das Neuron zeigt allerdings eine Variabilität im zeitlichen Auftreten der Spikes von Wiederholung zu Wiederholung. Das Neuron B hingegen ist zwar maximal präzise was das zeitliche Auftreten der Spikes betrifft, die Spikes erfolgen jedoch nicht zuverlässig für jede Stimuluswiederholung. In einem realen Neuron treten naturgemäß beide Formen der Antwortvariabilität auf. Um den Einfluss von zeitlicher Variabilität und Zuverlässigkeit auf die Gesamtvariabilität der einzelnen Verarbeitungsebenen zu quantifizieren, wurden zwei weitere Variabilitätsmaße herangezogen.

Spikezeitpunkt-Variabilität

Um die Spikezeitpunkt-Variabilität eines Neurons zu quantifizieren, wurde der so genannte minimale Jitter bestimmt, welches sich vom Rokem'schen Jitter-Maß ableitete (Rokem et al., 2006). Beim Rokem'schen Jitter-Maß werden die Spike-Zeitpunkte innerhalb eines gleitenden Fensters verglichen. Die Breite dieses Fensters wird an die Interspike-Intervall Verteilung der Zellen angepasst, da es einerseits jeweils nur einen Spike pro Wiederholung beinhalten sollte, andererseits aber groß genug sein sollte um die korrespondierenden Spikes der anderen Wiederholungen zu erfassen. Zellen mit unterschiedlichen Feuerraten sind deshalb schwierig zu vergleichen, da diese jeweils unterschiedliche optimale Fensterbreiten voraussetzen würden.

Deshalb wurde das Rokem'sche Jitter-Maß leicht abgewandelt: Hierfür wurde für jeden Spike eines Trials der nächstgelegene Spike in den restlichen Trials der Antworten auf einen Stimulus gesucht. Der zeitliche Abstand zwischen diesen Spikepaaren durfte dabei allerdings das mediane Interspike-Intervall nicht überschreiten. Der Jitter ergab sich danach aus den mittleren Standardabweichungen dieser Spikezeitpunkte zwischen den einzelnen

Stimulus Wiederholungen. Es wurden nur jene Standardabweichungen verwendet, welche sich aus den Spikezeitpunkt-Verteilungen von mindestens fünf Spikes ergaben.

Spikezahl-Variabilität

Die Zuverlässigkeit der neuronalen Antworten sollte über die Berechnung des Fano Faktors quantifiziert werden. Dieser leitet sich aus der Spikezahl-Verteilung über alle Reizwiederholungen innerhalb eines bestimmten Auswertefensters (100 ms bzw. 20 ms) ab. Die Breite dieser Verteilung spiegelt die Zuverlässigkeit wider, mit der eine Zelle auf die wiederholte Repräsentation eines Reizes reagierte. Der Fano Faktor ergibt sich aus dem Verhältnis der Spikezahl-Varianz σ_n zum Mittelwert der Spikezahl $\langle N \rangle$.

$$FF = \frac{\sigma_n}{\langle N \rangle}$$

Antwortet eine Zelle auf jede Wiederholung der Stimulus mit einer konstanten Anzahl von Spikes ergibt sich somit ein Fano Faktor von null ($\sigma_n = 0$) – diese Zelle antwortet mit 100%iger Zuverlässigkeit. Antwortet die Zelle hingegen auf jede Stimulus Wiederholung mit verschieden vielen Spikes, ist die Varianz der Spikezahlverteilung im Verhältnis zur mittleren Spikeantwort groß, es ergibt sich somit ein hoher Fano Faktor.

Statistische Analyse der Distanzverteilungen über eine Monte-Carlo-Simulation des Wilcoxon-Tests

Ein direkter statistischer Vergleich der Distanzverteilungen war nicht möglich, da diese Verteilungen auf einem multiplen Vergleich der Spiketrains basierten, wodurch es zu einer artifiziellen Erhöhung der Distanzwerte kommt (z.B. 10 x 10 Spiketrains = 100 Distanzwerte). Um zu testen, ob sich die intrinsischen Distanzen in Antwort auf den Originalgesang signifikant von den intrinsischen Distanzen in Antwort auf die degradierten Gesänge unterscheiden wurde deshalb eine Monte-Carlo-Simulation des Wilcoxon-Tests durchgeführt. Hierfür wurden aus den zwei zu vergleichenden Verteilungen zufällig jeweils zehn Distanzwerte ausgewählt und der statistische Test durchgeführt, welcher einen bestimmten p-Wert ergab. Dieses Verfahren wurde 10000-fach wiederholt. Aus der so gewonnenen Verteilung von p-Werten wurde der Median und die 5-95% Perzentil-Bereiche berechnet. Lag der 95% Perzentil Wert unter $p = 0,05$ Signifikanzniveau, wurde ein signifikanter Unterschied zwischen den getesteten Distanzverteilungen postuliert. Das Signifikanzniveau wurde, je nach der Anzahl der Vergleiche, die für die jeweilige Zelle durchgeführt werden konnte, mit einer Bonferroni-Korrektur angepasst.

3 Ergebnisse

3.1 Einfluss der Signaldegradation auf die Signalerkennung

Durch Verhaltensversuche an Männchen von *Chorthippus biguttulus* sollte untersucht werden, wie sich die Degradation der Umhüllenden des Weibchengesangs auf die Signalerkennung auswirkt. Dabei sollten vor allem jene Modulationen besonders störend wirken, deren Frequenzbereich mit der Umhüllenden des Originalgesangs (0-100 Hz) übereinstimmt. Diese Hypothese sollte durch die gezielte Degradation mit sechs verschiedenen Modulationsbändern getestet werden.

Hierfür wurden Playback-Experimente an paarungsbereiten Männchen in einer schalltoten Kammer durchgeführt. Sobald das Versuchstier einen Spontangesang geäußert hatte, wurde mit einem computergenerierten Gesangsstimulus geantwortet. Die zuverlässige Drehreaktion der Männchen auf den artspezifischen Weibchengesang wurde als Indikator für die Gesangserkennung herangezogen. Es wurden dieselben degradierten Gesänge verwendet, welche auch für die Neurophysiologie benutzt wurden (siehe Kapitel 2.2). Das Antwortverhalten der Männchen wurde protokolliert und der prozentuale Anteil an positiven Phonotaxis Reaktionen auf die jeweiligen Gesangsmodelle ermittelt. ABBILDUNG 3.1A zeigt die so erhaltenen Phonotaxis-Kurven von sieben Männchen. Manche Tiere reagierten auch noch bei niedrigen Degradationsstufen mit 100% Antwortverhalten, danach sank die Reaktion meist sprunghaft ab. Bei anderen Individuen war die Abnahme der Reaktion wiederum eher graduell.

Um die Antworthäufigkeiten in Abhängigkeit von den getesteten Rauschbändern miteinander vergleichen zu können, wurde eine kritische Degradationsstufe (bkDS) interpoliert, bei welcher die Phonotaxis Reaktion auf 50% absank (Pfeil in ABBILDUNG 3.1A). Diese kritische Degradationsstufe ist ein guter Indikator für die Störung der Signalerkennung der Männchen (siehe Kapitel 2.3.3).

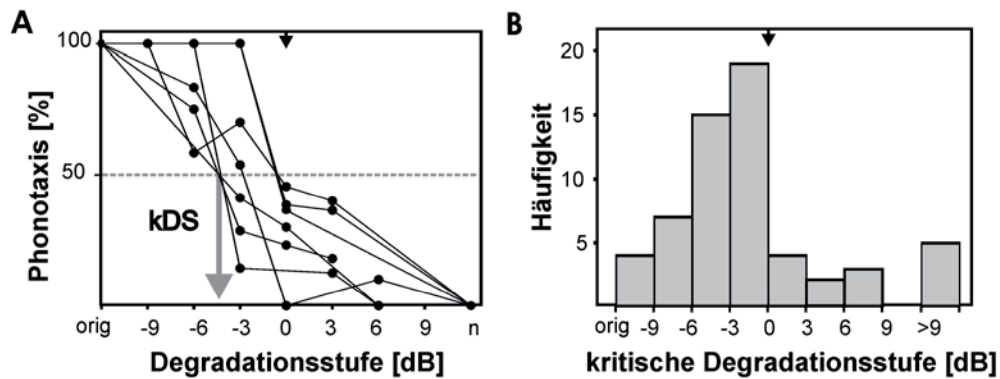


ABBILDUNG 3.1: AUSWIRKUNG DER 0-1000 HZ SIGNALDEGRADATION AUF DIE GESANGSERKENNUNG.

A) Das prozentuale Antwortverhalten von sieben Männchen. Auf der Abszisse ist die Signaldegradation [in dB] aufgetragen (orig = Originalgesang, n = reines Rauschen); eine Degradation von 0 dB entspricht einem Signal-Rausch-Verhältnis von 1 (schwarzer Pfeil). Die Ordinate zeigt die prozentuale Phonotaxis-Reaktion der Tiere. Der unverrauschte Weibchengesang wurde bei allen Wiederholungen mit einer Drehreaktion beantwortet. Dies war bei fast allen Männchen so. Tiere, welche auf den Originalgesang nicht zuverlässig reagierten, wurden aus der Analyse ausgeschlossen. Die kritische Degradationsstufe (bkDS) ist jener dB Wert, bei welchem die Verhaltenskurve die 50% Linie schneidet (grauer Pfeil). B) Verteilung der bkDS für 59 Männchen (hellgraue Balken). Für 57,6 % der Tiere lag das bkDS zwischen -6 und 0 dB (Median = -2 dB).

In ABBILDUNG 3.1B sind die bkDS von 59 Männchen für das 0-1000 Hz Breitbandrauschen aufgetragen. Die interindividuellen Unterschiede waren teilweise beträchtlich: So gab es einerseits vier Tiere, deren Antwortverhalten schon bei einer Signaldegradation von -9 dB auf 50 % absank. Andererseits gab es fünf Tiere, deren Phonotaxis Verhalten auch bei 9 dB Signaldegradation noch über 50% lag, obwohl diese auf reines Rauschen nicht reagierten. Trotz der Breite der Verteilung zeichnet sich ein deutlicher Gipfel zwischen -6 und 0 dB ab. Für 57,6 % der Tiere lag die bkDS zwischen diesen Degradationsstufen.

Im Folgenden sollte getestet werden, ob sich für die Männchen von *Chorthippus biguttulus* jene Degradationsbänder stärker auf die Signalerkennung auswirken, welche eine höhere Überlappung mit dem Frequenzbereich der Umhüllenden des Originalgesangs (0-100 Hz) haben. Um diese Hypothese zu testen, wurden zusätzlich zum 0-1000 Hz Breitbandrauschen noch fünf weitere Frequenzbänder getestet.

In Abbildung 3.2A sind die kumulativen Häufigkeiten der bkDS für fünf der sechs getesteten Bänder farbig aufgetragen. Das Rauschband 0-100 Hz stellte einen Spezialfall dar und wird deshalb gesondert behandelt (siehe ABBILDUNG 3.3). Für die meisten Reizbedingungen fiel der Anstieg der kumulativen Häufigkeit zwischen -6 und 0 dB am steilsten aus. Für das 100-200 Hz Rauschband war der Hub zwischen -9 und -3 dB am stärksten, flachte zwischen ab -3 dB etwas ab um dann zwischen 6 und 9 dB wieder stärker anzusteigen. Abbildung 3.2B zeigt die Verteilung der bkDS noch einmal in Form von Boxplots. Die Mediane lagen für alle getesteten Rauschbänder zwischen -3 und 0 dB, die Unterschiede zwischen den Verteilungen waren nicht signifikant (H-Test nach Kruskal und Wallis, $p = 0,95$). An den großen Perzentil Bereichen der Boxplots lässt sich allerdings

erkennen, dass die interindividuellen Unterschiede für alle Degradationskategorien beträchtlich waren (siehe auch Histogramm in ABBILDUNG 3.1B).

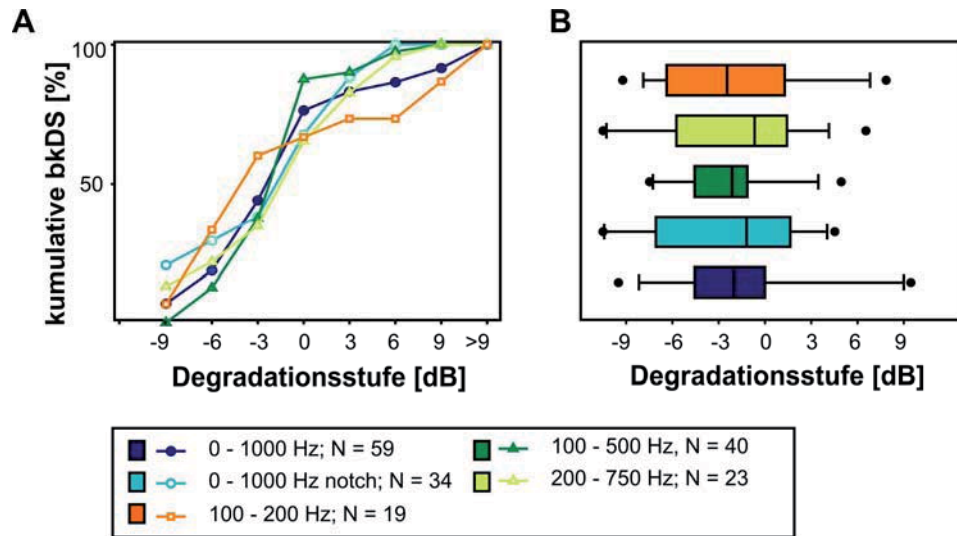


ABBILDUNG 3.2: VERGLEICH DER SIGNALDEGRADATION DURCH UNTERSCHIEDLICHE FREQUENZBÄNDER.

A) Kumulative bkDS [in %] (Ordinate) als Funktion der Signaldegradation (Abszisse) für fünf der getesteten Rauschbänder. B) Verteilung kritischer Degradationsstufen für fünf der getesteten Rauschbänder. Die Mediane der bkDS lagen für diese Bänder zwischen -3dB und 0 dB. 0-1000 Hz: Median = -2 dB; N = 59; 0-1000 Hz notch: Median = -1,2 dB N = 34; 100-500 Hz: Median = -2,1 dB; N = 40; 200-750 Hz: Median = -0,7 dB; N = 23; 100-200 Hz: Median = -2,5 dB; N = 19.

Um dieses Problem zu umgehen, wurden zusätzlich die intra-individuellen Unterschiede zwischen den Frequenzbändern untersucht. Da aber auch hoch motivierte Männchen nicht unbegrenzt lange getestet werden konnten und allein der individuelle Vergleich der vier breiten Frequenzbänder im Schnitt 250 Stimulationen bedurfte, konnten nur an neun Männchen alle Frequenzbänder getestet werden. Auf diesen Datensatz konnte der Friedman-Test für verbundene Stichproben angewendet werden, welcher keinen signifikanten Unterschied ergab ($p = 0,29$). Für 27 Tiere konnten individuell die beiden Frequenzbänder 0-1000 Hz und 0-1000 Hz notch, für 20 Tiere die Frequenzbänder 100-500 Hz und 200-750 Hz verglichen werden. Auch hier ergab der Wilcoxon Test für Paarvergleiche keine signifikanten Unterschiede ($p = 0,53$ bzw. $p = 0,52$). Der Vergleich zwischen 0-1000 Hz und 100-200 Hz war ebenfalls nicht signifikant ($N = 13$; $p = 0,422$). Diese Ergebnisse verdeutlichen, dass sich die hier verwendeten Rauschbänder nicht unterschiedlich stark auf die Erkennung durch die Männchen auswirkten.

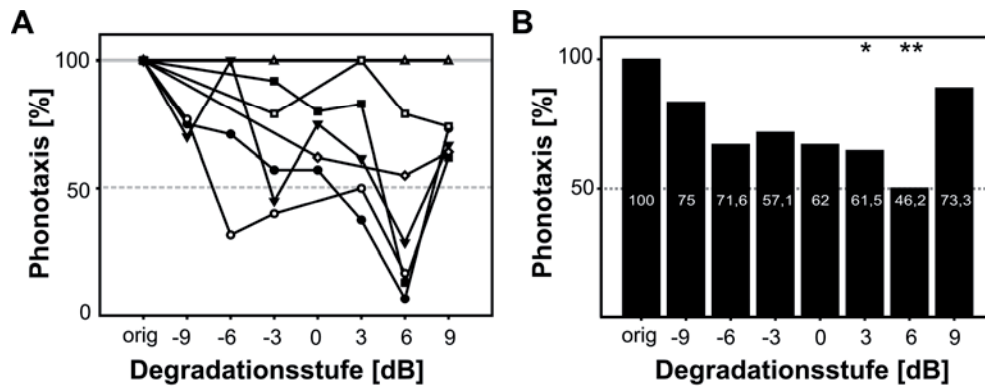


ABBILDUNG 3.3: SIGNALDEGRADATION MIT 0-100 HZ.

A) Phonotaxis Häufigkeit (Ordinate) von 7 Männchen als Funktion der 8 Degradationsstufen (Abszisse). B) Attraktivität der einzelnen Degradationsstufen gemessen als Prozentzahl der Tiere (Ordinate), welche auf die jeweilige Degradationsstufe (Abszisse) mit einer Antworthäufigkeit >50% reagierten. In den Balken ist zusätzlich die mediane Antworthäufigkeit eingetragen. Insgesamt wurden 20 Männchen getestet, da pro Tier aber nicht immer alle Degradationsstufen getestet werden konnten, reduzierte sich die Stichprobengröße in folgender Weise: ,orig': N = 20; -9dB: N = 12; -6 dB: N = 9; -3dB: N = 14; 0 dB: N = 12; 3dB: N = 14; 6dB: N = 12; 9dB: N = 18. Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen dem Originalgesang und degradierten Gesängen (exakter Test nach Fisher und Yates mit Bonferroni-Holm Korrektur).

Wie bereits erwähnt, stellte das 0-100 Hz Degradationsband einen Spezialfall dar. In Abbildung 3.3A sind die Phonotaxis-Kurven von sieben Männchen in Antwort auf dieses Degradationsband dargestellt. Die Tiere reagierten auf alle Degradationsstufen überraschend gut. So gab es Tiere, deren Drehreaktion nie unter das 50% Kriterium fiel, bei anderen wiederum fiel es bei unterschiedlichen Degradationsstufen unter 50%, um danach wieder über die 50%-Schwelle anzusteigen. Da es für 17 der 20 getesteten Tiere zu keinem eindeutigen Abfall der Phonotaxis-Reaktion unter 50% kam, konnte für dieses Frequenzband keine Verteilung der bkDS ermittelt werden. In ABBILDUNG 3.3B ist die Attraktivität für die einzelnen Degradationsstufen aufgetragen. Dieses Attraktivitätsmaß ergab sich aus der prozentualen Anzahl der Männchen, welche auf einen Stimulus in mehr als 50% der Fälle reagierten und lag für alle Degradationsstufen über 50%. Nur in zwei Fällen ergab der exakte Test nach Fisher und Yates einen signifikanten Attraktivitätsunterschied zwischen dem Originalgesang und degradierten Gesängen (3 dB: $p < 0,05$; 6 dB: $p < 0,01$). Auch die mediane Antworthäufigkeit lag bis auf eine Ausnahme (46,2% bei 6 dB) über 50%.

Um dieses, von den anderen Degradationsbändern abweichende und überraschende Ergebnis besser zu verstehen, sollen nun die Auswirkungen der Degradation auf die zeitliche Struktur des Weibchengesanges genauer betrachtet werden. Aus diesem Grund wurde eine Reihe von Korrelationsanalysen durchgeführt. In ABBILDUNG 3.4A ist das Autokorrelogramm der Umhüllenden des Originalgesanges in rot dargestellt. Das Maximum dieser Autokorrelation tritt naturgemäß bei völliger Überlappung (bzw. 0 ms Verschiebung) auf. Die zahlreichen Seitengipfel dieses Korrelogramms sind auf die redundante Struktur des Gesanges zurückzuführen und entsprechen der Periodendauer von 100 ms. Die ermittelten Kreuzkorrelationskoeffizienten wurden auf das Maximum

dieser Autokorrelation des Originalgesanges normiert. Das schwarze Korrelogramm in ABBILDUNG 3.4A zeigt die Kreuzkorrelation zwischen der originalen und der bei 9 dB degradierten Umhüllenden (0-1000 Hz). Das Korrelationsmaximum ist hierbei auf beinahe die Hälfte (0,56) reduziert.

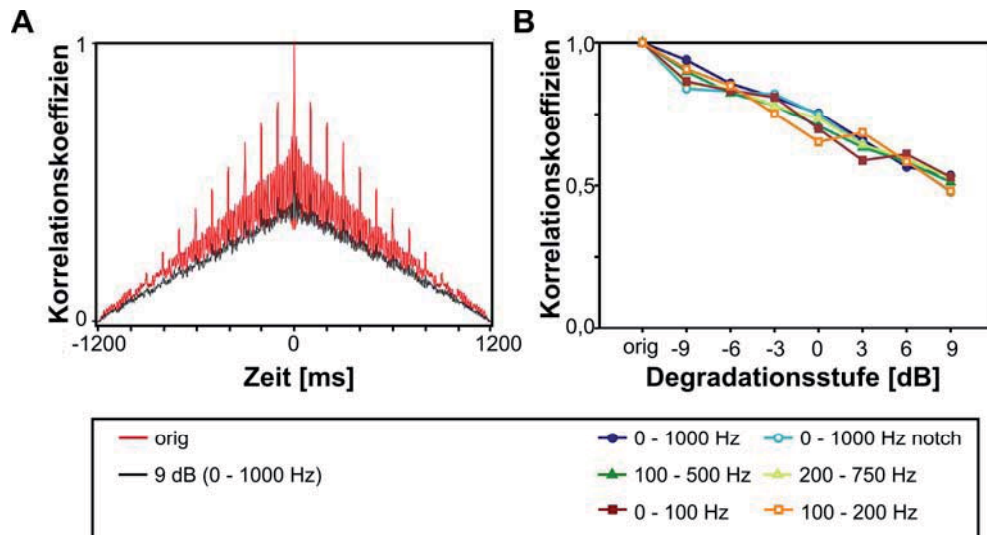


ABBILDUNG 3.4: KORRELATIONSANALYSE DES GESAMTGESANGES.

A) Autokorrelogramm der Umhüllenden des Originalgesanges (rot) und Kreuzkorrelation zwischen der Umhüllenden Originalgesanges und der mit 0-1000 Hz/9dB degradierten Umhüllenden (schwarz). Die Abszisse zeigt die Zeitverschiebung in [ms]; die Ordinate den Korrelationskoeffizienten, der für das Autokorrelogramm bei perfekter Überlappung (0 ms) sein Maximum erreicht, auf welches normiert wurde. B) Korrelationskoeffizienten in Abhängigkeit der Signaldegradation. Die Abszisse zeigt die Signaldegradation in [dB], auf der Ordinate ist der Korrelationskoeffizient aufgetragen. Die verschiedenen Degradationsbänder sind farbkodiert dargestellt (siehe Legende).

Ein Abfall des Korrelationskoeffizienten mit sukzessiver Signaldegradation ließ sich auch bei allen anderen Frequenzbändern beobachten, wobei keine konsistenten Unterschiede zwischen diesen auftraten (ABBILDUNG 3.4B). Im Vergleich zur vollständigen Umhüllenden des Originalgesanges waren die Auswirkungen der verwendeten Degradationsbänder also nicht unterschiedlich, insbesondere war auch für das 0-100 Hz Degradationsband keine Abweichung zu sehen.

Ronacher und Krahe (Ronacher und Krahe, 1998) haben in Verhaltensexperimenten nachgewiesen, dass eine Kürzung des Gesanges auf bis zu 3 Silben die Erkennung des Weibchengesanges nicht signifikant beeinträchtigt. Es wäre also möglich, dass innerhalb der zufälligen Amplitudenmodulationen des 0-100 Hz Bandes Strukturen entstanden sind, welche die Männchen als Weibchengesang klassifizierten. Dies wäre auch deshalb zu erwarten, da die Hauptfrequenzkomponenten der Gesangsumhüllenden des Weibchens ebenfalls zwischen 10 und 100 Hz liegen (siehe Abbildung 2.1H). An den Oszillogrammen in ABBILDUNG 3.5 ist zu erkennen, dass durch die Degradation mit 0-100 Hz Umhüllendenrauschen zwar die Silben-Pausen Struktur des Originalgesanges massiv gestört wird, aber ein ähnlich gepulstes Muster entsteht.

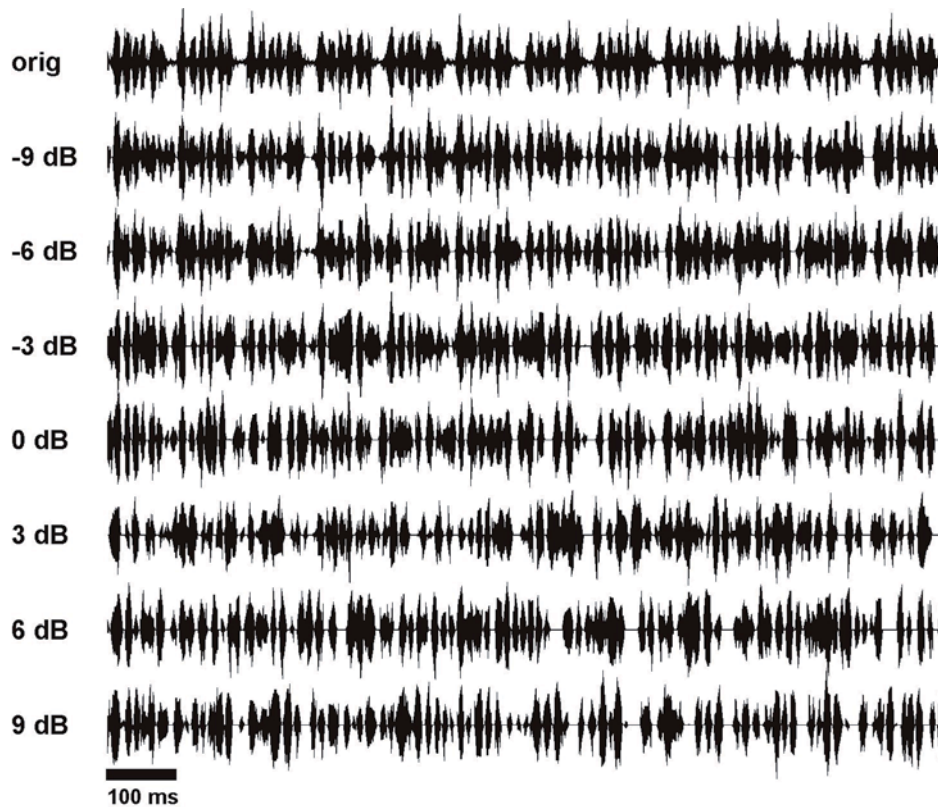


ABBILDUNG 3.5: OSZILLOGRAMME DES MIT 0-100 HZ DEGRADIERTEN ORIGINALGESANGS.

Dagmar von Helversen (von Helversen, 1972) hat an Weibchen von *Chorthippus biguttulus* die Attraktivität einer Vielzahl von Silben zu Pausen Kombinationen getestet. Dabei konnte gezeigt werden, dass diese über einen weiten Bereich akzeptiert werden, solange ein bestimmtes Silben-Pausen-Verhältnis (Duty Cycle) eingehalten wird. Dieser breite Akzeptanzbereich trifft auch für die Männchen zu, wobei der limitierende Faktor nicht die Silben-Pausendauer, sondern eher die Dauer der Pulse innerhalb der Silben ist (von Helversen und von Helversen, 1997). Deshalb ist der in den Experimenten verwendete Weibchengesang mit 80 zu 20 ms Silben- zu Pausendauer nur eine von vielen Varianten, welche die Männchen attraktiv finden. Um dieser Tatsache Rechnung zu tragen, wurden aus drei Silben des verwendeten Originalgesanges (in 1 ms Schritten) 25 gestreckte bzw. 50 gestauchte Umhüllendenvariationen erstellt (Abbildung 3.6A). Der Duty-Cycle dieser reskalierten Umhüllenden kam dabei innerhalb des Toleranzbereiches der Männchen zu liegen (roter Pfeil in Abbildung 3.6B). Für diese reskalierten Gesangsausschnitte wurden Kreuzkorrelationen mit den einzelnen Degradationsstufen aller getesteten Rauschbänder durchgeführt (Abbildung 3.6C).

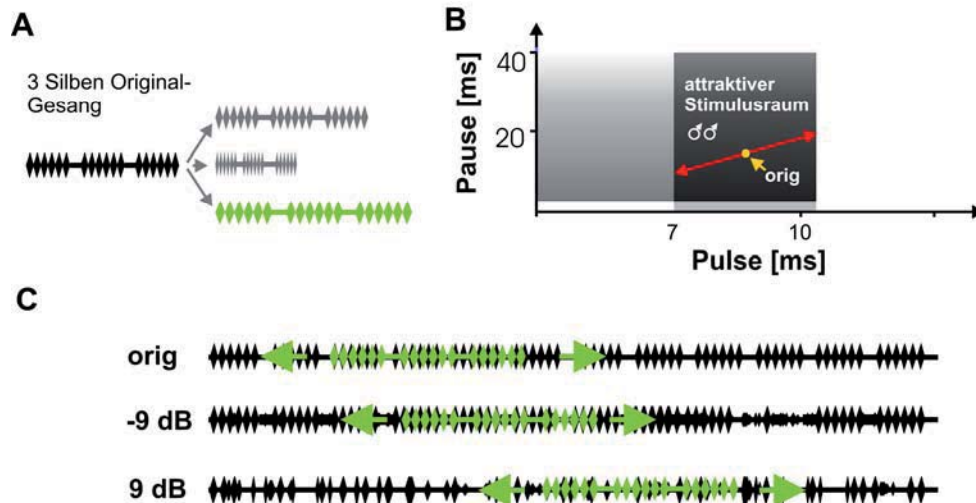


ABBILDUNG 3.6: SCHEMATISCHE DARSTELLUNG DER KORRELATIONSANALYSE ZWISCHEN RESKALIERTEM ORIGINALGESANG UND DEGRADIERTEM GESANG.

A) Die Umhüllenden von drei Silben des Originalgesanges wurden zur Variation der Silben- und Pausenlängen gedehnt oder gestaucht. B) Die Lage der 75 verwendeten Variationen im Vergleich zu den von den Männchen akzeptierten Silben- und Pulsdauern (von Helversen und von Helversen, 1997). Die Gesänge wurden entlang des roten Pfeils reskaliert. Die 80/20 ms Silbenpausenlänge des Originalgesanges ist in orange hervorgehoben. C) Die Kreuzkorrelation dargestellt an 3 Degradationsstufen. Das 3-Silbenstück (grün) wurde entlang der Gesangsumhüllenden (schwarz) verschoben. Der Gipfel der Kreuzkorrelation wurde als Punkt der Maximalen Übereinstimmung bestimmt.

In ABBILDUNG 3.7 sind die Ergebnisse dieser Korrelationsanalyse mit reskalierten 3-Silbenattrappen zusammengefasst dargestellt. Für jede Degradationsstufe ist der maximale Korrelationskoeffizient aufgetragen, der durch eine der Kreuzkorrelationen mit den verschiedenen Reskalierungen erreicht wurde. Für die 4 Breitband Rauschbänder (Grün- und Blautöne) ergab sich ein einheitliches Bild. Mit zunehmender Signaldegradation nahm der Kreuzkorrelationskoeffizient ab. Dieser lag im Bereich der medianen kDS (-3 bis 0 dB; siehe auch Abbildung 3.2) zwischen 0,85 und 0,69 (graue Schattierung in ABBILDUNG 3.7). Für das 0-100 Hz Frequenzband fiel der Korrelationskoeffizient nach 0 dB nicht mehr weiter ab und blieb innerhalb des grau unterlegten Bereiches, nur für 9 dB Signaldegradation lag er etwas darunter. Das 100-200 Hz Frequenzband zeigte ein intermediäres Verhalten. Diese Ergebnisse zeigen, dass die positiven Reaktionen der Männchen auf stark verrauschte Gesänge tatsächlich darauf zurückzuführen sein könnten, dass durch die zufälligen Amplitudenmodulationen des nieder-frequenten Rauschens (0-100 Hz) Strukturen entstehen, welche die Tiere als Gesangsuntereinheiten interpretieren. Dies ist nochmals in ABBILDUNG 3.7B veranschaulicht in welcher Gesangsausschnitte der mit -3 dB bzw. 3 dB degradierten Umhüllenden dargestellt sind, bei denen der maximale Korrelationskoeffizient auftrat. In beiden Ausschnitten (rot) sind Strukturen vorhanden, welche gut mit den 3 Gesangsperioden (schwarz) übereinstimmen.

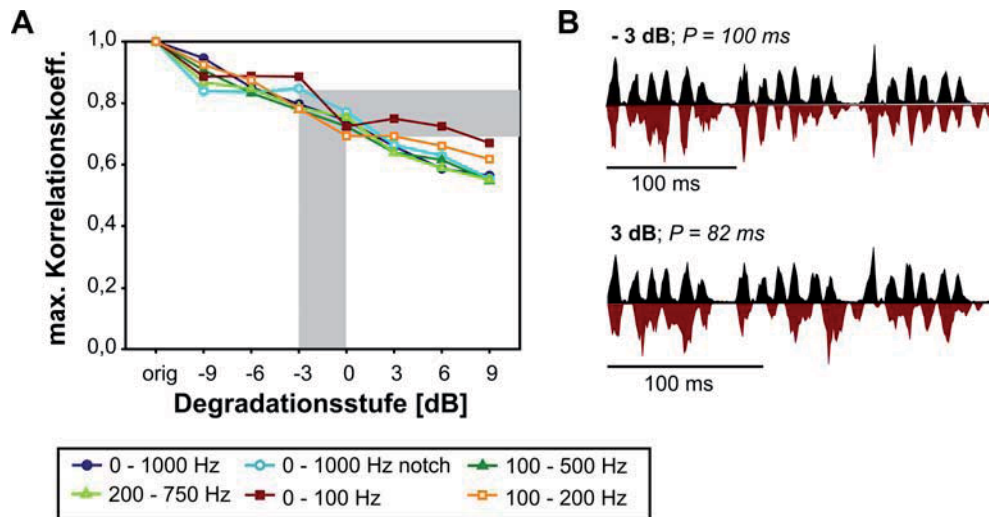


ABBILDUNG 3.7: KORRELATIONSMAXIMA FÜR RESKALIERTE AUSSCHNITTE DES ORIGINALGESANGS.

A) Für jede Degradationsstufe ist das Korrelationsmaximum farbkodiert für die sechs verwendeten Rauschbänder dargestellt (siehe Legende). Auf der Abszisse ist jeweils die Degradationsstufe aufgetragen; die Ordinate zeigt den Korrelationskoeffizienten. Dieser beträgt für die Autokorrelation des Originalgesanges 1. Der graue Balken markiert den Bereich der medianen bkDS und der auftretenden Korrelationskoeffizienten in diesem Bereich. B) Umhüllendenausschnitte am Korrelationsmaximum für das 0-100 Hz Degradationsband. Die reskalierten Gesänge (3 Silben) sind in schwarz dargestellt. Der Ausschnitt der besten Passung für -3dB und 3 dB ist jeweils nach unten geklappt in rot eingezeichnet.

Vergleicht man die für die einzelnen Degradationsstufen von 0-100 Hz aufgetretenen Korrelationsmaxima mit den Attraktivitätswerten in ABBILDUNG 3.3 findet man allerdings keine klaren Übereinstimmungen. Dies liegt vermutlich daran, dass die für die Korrelationsanalyse verwendeten reskalierten Gesänge nur einen kleinen Bereich des für die Männchen akzeptablen Stimulusraumes repräsentieren. Somit sind Strukturen, welche für die Tiere durchaus attraktiv sein könnten, durch diese Korrelationsanalyse höchstwahrscheinlich nicht entdeckt worden.

Zusammenfassung

Die zunehmende zeitliche Degradation des Weibchengesanges ging mit einer Abnahme der Antwortwahrscheinlichkeit der Männchen einher. Die kritische Degradationsstufe, jenseits welcher die Antwortwahrscheinlichkeit unter 50% fiel, lag für den Großteil der getesteten Tiere zwischen -6 und 0 dB. Die getesteten Degradationsbänder wirkten sich mit einer Ausnahme nicht signifikant unterschiedlich auf die Signalerkennung aus. Für das 0-100 Hz Band konnte aufgrund der mehrheitlich positiven Reaktionen der Tiere keine Verhaltensschwelle bestimmt werden. Dies ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass durch die Degradation zufällig zeitliche Muster entstanden sind, welche von den Tieren als attraktiv bewertet wurden.

3.2 Einfluss der Signaldegradation auf die neuronale Repräsentation - Elektrophysiologie

Ein Mechanismus, der in auditorischen Systemen zur Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses führen kann, ist die Frequenzfilterung. Dabei werden Frequenzen im Bereich der Trägerfrequenz des relevanten Signals gefiltert – dem Träger ähnliche Störfrequenzen, beeinflussen die Signalerkennung somit wesentlich stärker (Ehret und Capranica, 1980; Fletcher, 1940). Die verschiedenen Rauschquellen, welche im natürlichen Habitat von *Chorthippus biguttulus* zwangsläufig auftreten, führen allerdings auch dazu, dass der Gesang bei der Übertragung gestört wird und sich somit auch dessen *zeitliche Struktur* verändert. Welche Filtermechanismen zur Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses in der Zeitebene wirksam sind, ist bislang kaum untersucht worden.

Im folgenden Kapitel soll deshalb untersucht werden, wie sich eine artifizielle Störung der Gesangsumhüllenden auf die neuronale Repräsentation des Signals im auditorischen System auswirkt.

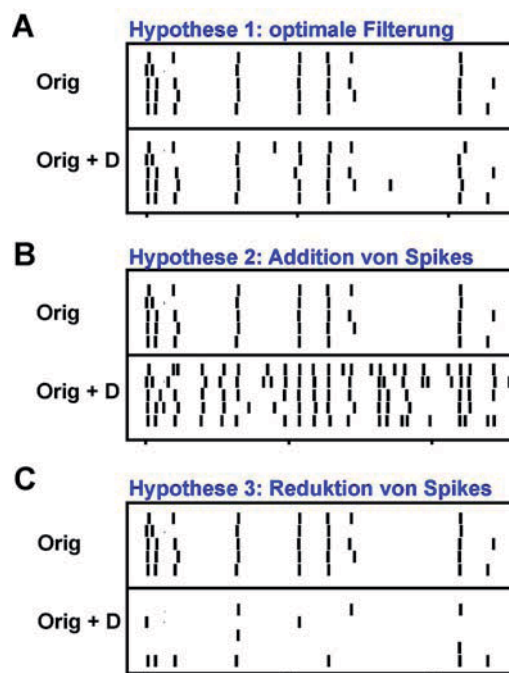


ABBILDUNG 3.8 MÖGLICHE AUSWIRKUNGEN EINER EXTERNEN SIGNALDEGRADATION AUF DIE ANTWORTEN FIKTIVER NEURONE.

Es sind jeweils fünf Antworten auf ein unverraushtes (orig, obere Spur) und ein verraushtes Signal (orig + D, untere Spur) dargestellt. A) *Hypothese 1*: Die Signaldegradation hat keine wesentliche Auswirkung auf die neuronale Antwort. B) *Hypothese 2*: Die Maskierung des Signals führt zu zusätzlichen Spikes C) *Hypothese 3*: Die Maskierung des Signals führt zu einem Wegfall „informativer Spikes“.

Prinzipiell lassen sich hierfür drei Hypothesen aufstellen, welche in Abbildung 3.8 illustriert werden.

Hypothese 1: Durch geeignete Filtermechanismen ist das System in der Lage zeitliche Degradationen aus dem Signal zu filtern, so dass die neuronale Repräsentation von der

Degradation relativ unbeeinflusst bleibt. Die auftretende Variabilität ist allein auf intrinsische Rauschquellen zurückzuführen (Abbildung 3.8A).

Hypothese 2: Die zufälligen Amplitudenmodulationen verursachen zusätzliche Spikes, welche die ursprüngliche Repräsentation massiv stören (Abbildung 3.8B).

Hypothese 3: Die degradierenden Amplitudenmodulationen sprechen - wie für Hypothese 1 – aktive Filtermechanismen an, welche aber auch „informative Spikes“ in Antwort auf das relevante Signal unterdrücken (Abbildung 3.8C).

Etwaige Kombinationen dieser Hypothesen wären natürlich ebenfalls denkbar. So könnte eine Signaldegradation beispielsweise dazu führen, dass informative Spikes unterdrückt werden, jedoch zusätzliche Spikes in Antwort auf Störsignale auftreten. Die vermuteten Filtermechanismen könnten auch dazu führen, dass sich vor allem jene Störfrequenzen, welche sich im Frequenzbereich der Gesangsmodulationen bzw. des auditorischen Filters befinden, stark auf die neuronale Repräsentation auswirken.

Durch die Analyse der neuronalen Antworten auf einen stufenweise degradierten Gesang sollte untersucht werden, wie das Problem der externen Signaldegradation im Nervensystem abgemildert werden kann. Dazu wurden einerseits drei verschiedene Verarbeitungsebenen, andererseits die Auswirkung von sechs verschiedenen Degradationsbändern miteinander verglichen.

3.2.1 Vergleich zwischen den Verarbeitungsebenen

Es wurden intrazelluläre Ableitungen im metathorakalen Ganglion von *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* durchgeführt. Durch den Vergleich der drei Verarbeitungsebenen, welche in diesem Ganglion aufeinander verschaltet sind, sollte herausgefunden werden, ob sich von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen neben den Kodierungseigenschaften auch die Auswirkungen der Signaldegradation verändern.

Abbildung 3.9A-C zeigt die neuronalen Antworten von drei verschiedenen Zellen auf den Gesang eines Weibchens dessen Umhüllende sukzessive (3 dB Schritte) mit zufälligen Amplitudenmodulationen zwischen 0 und 1000 Hz degradiert wurde. Die Spiketrains sind nach steigender Degradationsstufe von oben nach unten angeordnet. Die dargestellten Zellantworten stammen von einem lokalen (TN1) und zwei aufsteigenden Interneuronen (AN3 und AN12). Die Beispielszellen, die im Folgenden beschrieben werden, stammen, falls nicht anders angeführt, von Ableitungen an *Chorthippus biguttulus*. Das TN1 zeigte eine tonische Ankopplung an die Amplitudenmodulationen des Originalgesanges, wobei auch noch die Feinstruktur des Gesanges, also das Puls-Lücken-Muster abgebildet wurde. Das AN3 zeigte ebenfalls tonisches Antwortverhalten, die Ankopplung an die Feinstruktur des Gesanges war jedoch wesentlich variabler. Das AN12 bildete den Silbenanfang präzise ab, über den weiteren Verlauf der Silbe erfolgten allerdings nur einzelne Spikes, die nicht verlässlich nach allen Reizdarbietungen auftraten. Der Einfluss der Signaldegradation auf die Repräsentation des Originalgesanges war bei den einzelnen Zellen unterschiedlich stark ausgeprägt. Bei dem TN1 wurde ab 0 dB das Silben Pausen Muster durch zusätzliche Spikes während der Pausen stark beeinträchtigt, die einzelnen Lücken in den Silben waren ebenfalls nicht mehr so klar zu erkennen wie beim Originalgesang.

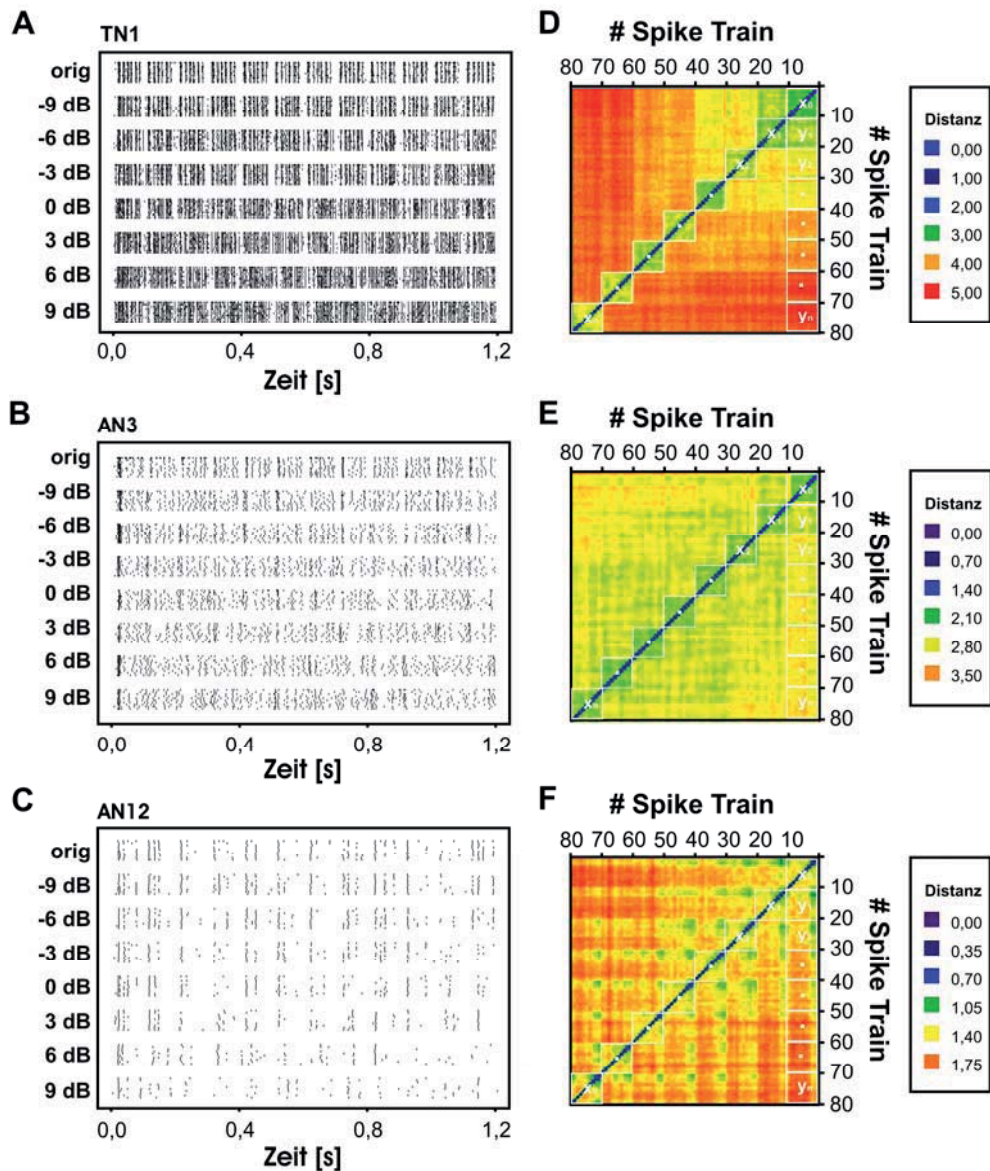


ABBILDUNG 3.9 SPIKE RASTERPLOTS UND DISTANZMATRIZEN.

A-C) Spikeantworten auf den mit 0-1000 Hz degradierten Originalgesang für ein lokales (TN1) und zwei aufsteigende (AN3, AN12) Neurone. Es sind Antworten auf 10 Wiederholungen jeder Degradationsstufe dargestellt. D-F) Zusammenfassung der Distanzwerte, welche sich durch den paarweisen Vergleich aller Spiket trains ergaben ($\tau = 5\text{ms}$). Die Distanzen wurden über die Gesamtlänge des Gesanges ermittelt. Die Spiket rains sind, rechts oben mit dem Originalgesang (1-10) beginnend, nummeriert. Die Distanzen sind von blau (geringe Distanz) zu rot (hohe Distanz) farbkodiert und entsprechend des Distanzbereichs der einzelnen Zellen unterschiedlich skaliert (siehe Legendes). Die kleinen Quadrate entlang der Diagonalen, welche von rechts oben nach links unten verläuft, deuten die intrinsische Variabilität jeder Degradationsstufe an (z.B. x_0 : Distanzen zwischen Spiket rains in Antwort auf den Originalgesang). Die Quadrate entlang der äußersten rechten Spalte zeigen die Distanzwerte aufgrund externer Signaldegradation (z.B. y_1 : Distanzen zwischen Spiket rains in Antwort auf den Originalgesang und Spiket rains der ersten Degradationsstufe). Die Distanzwerte wurden hier noch nicht auf die Spikerate normiert.

Für das AN3 war dieses Bild nicht so deutlich, nur für vereinzelte Silben wurde der Onset über viele Degradationsstufen verlässlich kodiert. Auch bei dem AN12 ließ sich die Silben-

Pausen-Struktur des Gesanges erst bei den letzten beiden Degradationsstufen nicht mehr klar erkennen.

Um die durch Signaldegradation bewirkten Veränderungen der neuronalen Antworten quantifizieren zu können, wurde die Spiketrain-Metrik nach van Rossum angewendet. Für den Vergleich der absoluten Kodierungskapazitäten von Einzelzellen und Verarbeitungsebenen, wurden vier verschiedene Zeitkonstanten gewählt ($\tau = 3, 5, 10, 100$ ms), welche einheitlich auf die Zellen der untersuchten Verarbeitungsebenen angewendet wurden (siehe Material & Methoden). Die für ein τ von 5 ms ermittelten Spiketrain-Distanzen sind für die drei Beispielszellen jeweils in Form einer Distanzmatrix in Abbildung 3.9D-F zusammengefasst. Die einzelnen Distanzwerte, welche aus Paarvergleichen zwischen Spiketrains hervorgehen, sind farbkodiert (von blau zu rot) aufgetragen. Die Matrix ist symmetrisch, sie kann entlang der Diagonalen, welche von links unten nach rechts oben verläuft gespiegelt werden. Da entlang dieser Diagonalen jeder Spiketrain mit sich selbst verglichen wurde, betragen die Distanzen hier 0. Die mehr oder weniger stark ausgeprägten Quadrate um die Diagonale zeigen die Distanzen, welche sich durch den Vergleich von Spiketrains in Antwort auf einen identischen Stimulus ergaben. Die Unterschiede zwischen diesen Spiketrains sind somit auf die intrinsische Variabilität im sensorischen System zurückzuführen. Diese Quadrate sind weiß umrandet, x_0 beinhaltet die intrinsischen Distanzen in Antwort auf den Originalgesang, x_1-x_i die intrinsischen Distanzen für jede weitere Degradationsstufe.

Die äußerste Spalte der Distanzmatrix ist jeweils durch acht vertikal angeordnete Quadrate hervorgehoben, welche jene Distanzwerte beinhalten, die durch den Vergleich der Spiketrains des Originalgesanges mit den Spiketrains jede weiteren Degradationsstufe (y_1-y_i) ermittelt wurden. Für das TN1 lässt sich anhand der Farbkodierung der Matrizen erkennen, dass es mit zunehmender Signaldegradation zu einem Anstieg der Distanzen und somit zu einer immer stärkeren Veränderung der neuronalen Repräsentation des Originalgesangs kam. Bei den aufsteigenden Neuronen scheint diese Abhängigkeit nicht so stark ausgeprägt gewesen zu sein. Um den Einfluss von extrinsischem und intrinsischem Rauschen miteinander vergleichen zu können, wurden die Mittelwerte der Distanzen innerhalb jedes Quadrats entlang der Vertikalen der Distanzmatrix berechnet und Distanzkurven erstellt. Diese sind für die drei Beispielszellen in Abbildung 3.10A dargestellt. Um die Distanzen von Zellen mit unterschiedlicher Spikerate miteinander vergleichen zu können, wurden die Distanzwerte mit der mittleren Spikerate in Antwort auf den Originalgesang normiert (siehe Kapitel 2.4.5).

Die mittlere intrinsische Distanz des TN1 in Antwort auf den Originalgesang war am niedrigsten, die der beiden aufsteigenden Neuronen deutlich höher. Auf den Vergleich der intrinsischen Variabilität in den untersuchten auditorischen Neuronen verschiedener Verarbeitungsebenen soll jedoch erst in Kapitel 3.3.1 genauer eingegangen werden.

Von diesem durch die intrinsische Variabilität vorgegebenen Distanzniveau in Antwort auf den Originalgesang stiegen die Distanzen in Abhängigkeit von der Degradationsstufe weiter an.

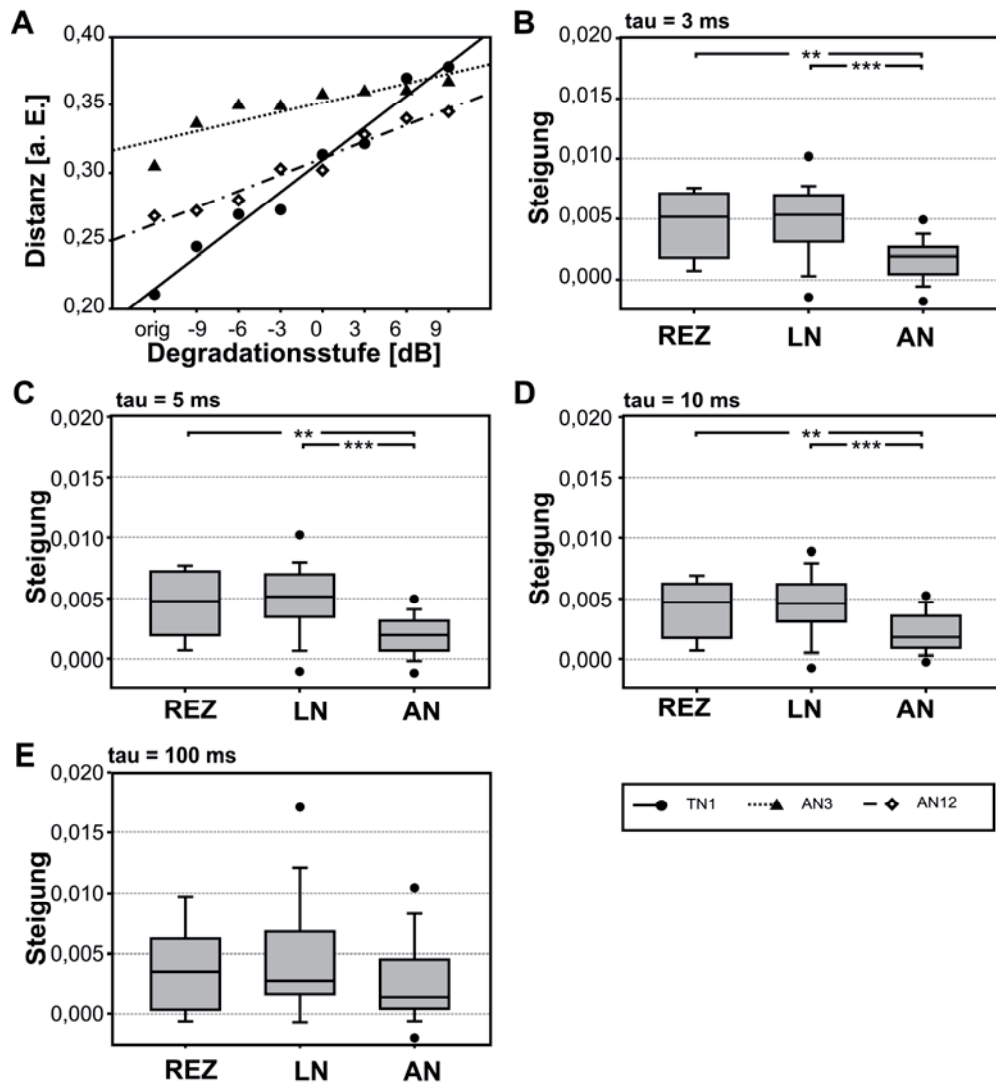


ABBILDUNG 3.10 BESTIMMUNG UND VERGLEICH DER ANSTIEGSSTELTHEITEN DER DISTANZKURVEN.

A) Die mittleren Distanzen zwischen Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang und Spiketrains des degradierten Gesanges sind für ein TN1 (lokales Interneuron), ein AN3 und ein AN12 (aufsteigende Interneurone) dargestellt. Um die intrinsischen Distanzen miteinander vergleichen zu können, wurden diese auf die mittlere Feuerrate in Antwort auf den Originalgesang normiert. Auf der Abszisse ist die Degradationsstufe in dB (Rauschen zu Signal Verhältnis) aufgetragen; „orig“ markiert den Originalgesang. Die Ordinate zeigt die Distanz in arbiträren Einheiten. Die Zelltypen sind mit verschiedenen Symbolen dargestellt. B-D) Anstiegssteilheiten der Distanzkurven für Rezeptoren (N = 13), lokale Neurone (N = 42) und aufsteigende Neurone (N = 34) für B) $\tau = 3$ ms, C) $\tau = 5$ ms, D) $\tau = 10$ ms und E) $\tau = 100$ ms. Signifikante Unterschiede sind durch Sternchen gekennzeichnet, für Signifikanzniveaus siehe Text.

Die Distanzkurven in Abbildung 3.10A zeigen exemplarisch, dass die Abhängigkeit der Distanzen von der Signaldegradation je nach Zelltyp unterschiedlich stark ausgeprägt war. Die Distanzkurve des TN1 verlief am steilsten, die der beiden aufsteigenden Neurone wesentlich flacher. Der Anstieg der Distanzkurven konnte verwendet werden, um den direkten Einfluss externer Signaldegradation zu quantifizieren. Für die Berechnung der Anstiegssteilheiten wurde, wie in Abbildung 3.10A anhand der drei Beispielszellen illustriert, durch lineare Regression über die mittleren Distanzwerte der Tangens des Steigungswinkels

(=Regressionskoeffizient) berechnet. Dieser betrug für das TN1 0,079 ($r^2 = 0,9742$; $p < 0,001$), für das AN3 0,0024 ($r^2 = 0,7698$; $p < 0,01$) und für das AN12 0,004 ($r^2 = 0,9637$; $p < 0,001$). Abbildung 3.10B-E zeigt eine Zusammenfassung der Anstiegssteilheiten für $\tau = 3$ ms (Abbildung 3.10B), $\tau = 5$ ms (Abbildung 3.10C), $\tau = 10$ ms (Abbildung 3.10D), $\tau = 100$ ms (Abbildung 3.10E). Rezeptoren, lokale Interneurone und aufsteigende Interneurone sind jeweils als getrennte Boxplots dargestellt. Auf die separate Darstellung von Zelltypen innerhalb einzelner Verarbeitungsebenen wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit zunächst verzichtet (siehe aber Abbildung 3.11). Wurde für die Metrikanalyse ein τ von 3 ms gewählt, kam es zu einer klaren Abnahme der Anstiegsteilheiten von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Neuronen ($\chi^2 = 27,706$; $p < 0,001$; H-Test nach Kruskal und Wallis). Der Unterschied zwischen Rezeptoren und lokalen Interneuronen war nicht signifikant ($Z = -0,374$; $p = 0,708$; Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig), die Anstiegsteilheiten der aufsteigenden Neuronen waren allerdings signifikant geringer als bei den Rezeptoren ($Z = -2,997$, $p = 0,003$, Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig) und lokalen Neuronen ($Z = -5,167$; $p < 0,001$, Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig). Auch für ein τ von 5 ms kam es zu einer Abnahme der Anstiegsteilheiten mit steigender Verarbeitungsebene ($\chi^2 = 24,920$; $p < 0,001$; H-Test nach Kruskal und Wallis). Der Unterschied zwischen Rezeptoren und lokalen Interneuronen war nicht signifikant ($Z = -0,541$; $p = 0,589$; Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig). Die aufsteigenden Neurone zeigten wiederum signifikant geringere Anstiegsteilheiten als Rezeptoren ($Z = -2,567$, $p = 0,009$, Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig) und lokale Neurone ($Z = -4,969$; $p < 0,001$, Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig). Eine Analyse mit $\tau = 10$ ms führte zu ähnlichen Ergebnissen. Erneut wies der H-Test nach Kruskal und Wallis eine signifikante Abnahme der Anstiegsteilheiten von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Neuronen aus ($\chi^2 = 10,21$, $p < 0,001$), wobei der Unterschied zwischen Rezeptoren und lokalen Interneuronen nicht signifikant war ($Z = -0,495$; $p = 0,620$; Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig). Die aufsteigenden Neurone zeigten allerdings signifikant geringere Anstiegsteilheiten als Rezeptoren ($Z = -2,529$; $p = 0,011$; Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig) und lokale Neurone ($Z = -4,294$; $p < 0,001$, Mann-Whitney *post hoc*, zweiseitig). Wurde die Zeitkonstante auf 100 ms gesetzt, ergab sich kein signifikanter Unterschied mehr ($\chi^2 = 2,934$, $p = 0,231$; H-Test nach Kruskal und Wallis). Diese Ergebnisse zeigen, dass der relative Einfluss externen Rauschens bei höheren Verarbeitungsebenen abnimmt. Diese Unterschiede verschwinden allerdings bei sehr geringer zeitlicher Auflösung ($\tau = 100$ ms), was zeigt, dass sich die Degradation vor allem auf die zeitliche Präzision der Spikeantworten auswirkte.

Nun soll verglichen werden, ob sich einzelne Zelltypen durch eine höhere „Rauschtoleranz“ auszeichnen. Dieser Vergleich ist in Abbildung 3.11 dargestellt. Es wurden die Anstiegsteilheiten bei einem τ von 5 ms nochmals getrennt für die verschiedenen Zelltypen (Abszisse) aufgetragen. Die Zellen von *C. biguttulus* sind durch offene, Zellen von *L. migratoria* durch geschlossene Kreise dargestellt. Zusätzlich wurde eine Separation nach der getesteten Reizintensität vorgenommen: Zellen, welche mit Reizintensitäten ≤ 60 dB getestet wurden sind jeweils links, > 60 dB jeweils rechts aufgetragen.

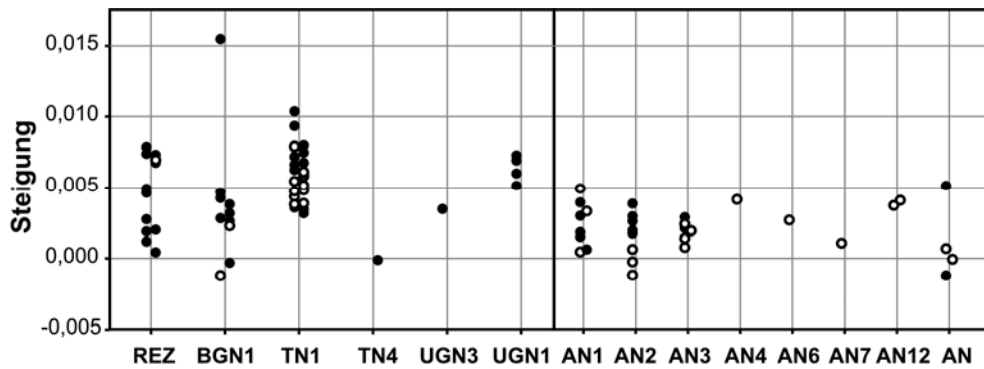


ABBILDUNG 3.11. VERGLEICH DER ANSTIEGSSTELHEITEN.

Exemplare, welche mit einer Reizintensität ≤ 60 dB getestet wurden sind jeweils links, >60 dB rechts aufgetragen. Die Ordinate zeigt die Anstiegssteilheiten der Distanzkurven. Auf der Abszisse sind die untersuchten Zelltypen aufgetragen (*C. biguttulus* = offene Kreise; *L. migratoria* = gefüllte Kreise) [Distanz/dB].

Bis auf das AN2 ließ sich keine klare Abgrenzung zwischen den Zellen der beiden Arten erkennen und auch die verschiedenen Stimulusintensitäten hatten keinen unterschiedlichen Einfluss. Die Anstiegssteilheiten der Rezeptoren und lokalen Interneurone waren tendenziell höher als die der aufsteigenden Neurone (siehe ABBILDUNG 3.10), wobei Exemplare des TN1 die höchsten Anstiegssteilheiten erreichten. Auf Ebene der aufsteigenden Interneurone trat kein Zelltyp aufgrund besonders hoher oder niedriger Anstiegssteilheiten hervor.

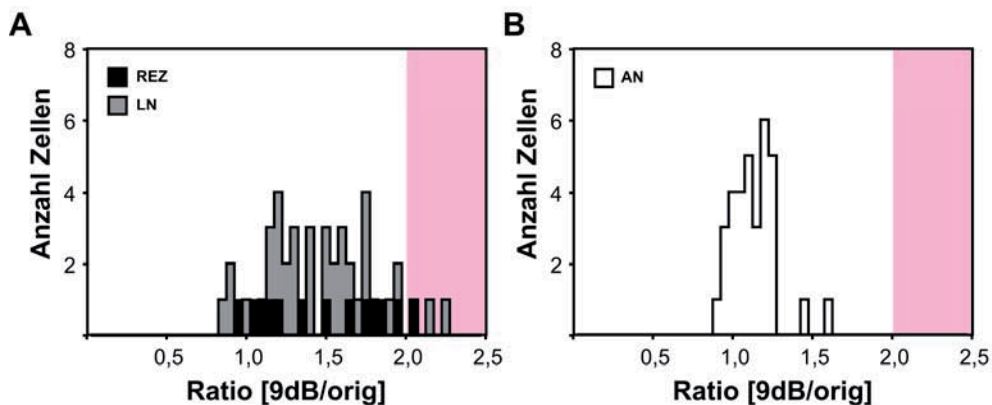


ABBILDUNG 3.12 VERGLEICH ZWISCHEN INTRINSISCHER UND EXTRINSISCHER DISTANZ.

Verteilung der Quotienten aus der mittleren extrinsischen Distanz bei 9 dB Signaldegradation und der mittleren intrinsischen Distanz in Antwort auf den Originalgesang für A) Rezeptoren und lokale Interneurone und B) aufsteigende Interneurone. Die Ordinate zeigt die absoluten Häufigkeiten. Für die Analyse wurde ein τ von 5 ms gewählt.

An den Kurven in Abbildung 3.10A ließ sich erkennen, dass die durch die Degradation verursachte Zunahme der Distanzen relativ gering ist, verglichen mit den intrinsischen Distanzen aufgrund der Variabilität zwischen Spiketrains. Die Histogramme in Abbildung 3.12A+B zeigen, dass dies für die Mehrheit der untersuchten Zellen zutrifft. Hier wurde das Verhältnis zwischen der mittleren Distanz bei 9 dB Signaldegradation (y_n in Fig.2A-C) und der intrinsischen Distanz in Antwort auf den Originalgesang, getrennt für Rezeptoren,

lokale und aufsteigende Neuronen, aufgetragen. Bis auf eine Rezeptorzelle und drei lokale Interneurone nahmen für alle untersuchten Zellen die durch Signaldegradation verursachten Unterschiede in den Spiketrain Antworten nur auf weniger als das Doppelte der intrinsischen Distanz ($\text{Ratio} < 2$) zu. Dieses Resultat weist darauf hin, dass der Beitrag der externen Signaldegradation zu den Spiketrain-Distanzen im Vergleich zur intrinsischen Variabilität relativ gering ist. Die Auswirkungen externer Signaldegradation waren für die Mehrheit der aufsteigenden Interneurone noch wesentlich geringer (Abbildung 3.12B).

3.2.2 Vergleich der Auswirkung verschiedener Degradationsbänder

Im vorangegangenen Abschnitt wurde bereits erläutert, wie mittels einer Spiketrain-Metrik die Auswirkungen von Signaldegradationen auf die neuronale Repräsentation quantifiziert wurden. Anhand der Steigung der Distanzkurven ließ sich das Ausmaß der Degradation abschätzen und zwischen den Verarbeitungsebenen vergleichen. Durch den Vergleich der Anstiegssteilheiten der Distanzkurven soll nun untersucht werden, ob die verwendeten Degradationsbänder unterschiedlich starke Auswirkungen auf die neuronale Repräsentation des Originalgesangs hatten.

Hierfür wurden in Abbildung 3.13 die Anstiegssteilheiten der Distanzkurven für verschiedene Degradationsbänder gegeneinander aufgetragen. Generell ließ sich für keinen der Vergleiche eine massive Abweichung der Punktwolken von der Winkelhalbierenden erkennen. Für die Korrelation 0-1000 Hz und 100-500 Hz waren die Anstiegssteilheiten für das breitere der beiden Degradationsbänder tendenziell höher (Abbildung 3.13B). Für den Vergleich zwischen 0-1000 Hz und 0-100 Hz ging der Trend in die andere Richtung: das 0-100 Hz Band schien sich etwas stärker auf die neuronalen Antworten auszuwirken (Abbildung 3.13D). Die Anstiegssteilheiten für 0-1000 Hz und 100- 200 Hz waren wiederum sehr ähnlich. Zellen, welche mit 0-100 Hz und 100-200 Hz getestet wurden, zeigten auf ersteres Degradationsband tendenziell höhere Anstiegssteilheiten. Dieser Unterschied war auf Ebene der lokalen Interneuronen auch signifikant ($Z = -2,310$; $p = 0,021$; Wilcoxon Test; Abbildung 3.13F). Der Paar-Vergleich zwischen 100-500 Hz und 200-750 Hz ergab für die lokalen Interneuronen ebenfalls signifikant größere Anstiegssteilheiten für das niedrigere Frequenzband ($Z = -2,197$; $p = 0,029$; Wilcoxon Test; Abbildung 3.13G). Angesichts der großen Streuungen der einzelnen Datenpunkte sollten diese signifikanten Unterschiede allerdings nicht überbewertet werden.

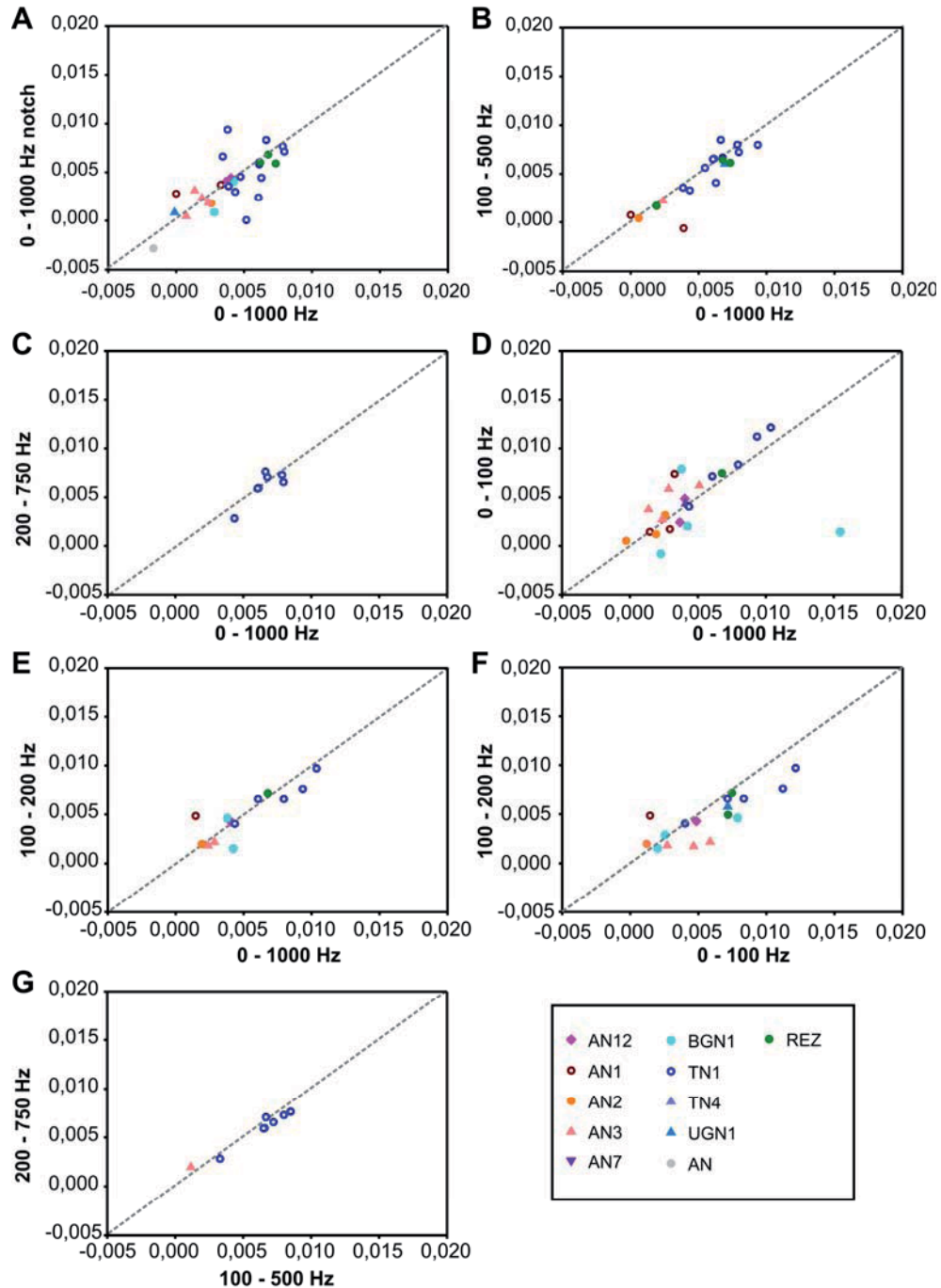


ABBILDUNG 3.13 PAARVERGLEICH DER ANSTIEGSSTELHEITEN.

Auf der Ordinate und der Abszisse sind die Anstiegssteilheiten für jeweils zwei verschiedene Degradationsbänder aufgetragen. A) 0-1000 Hz vs. 0-1000 Hz notch; REZ: 3, LN: 18, AN: 9 B) 0-1000 Hz vs. 100-500 Hz; REZ: 3, LN: 12, AN: 5 C) 0-1000 Hz vs. 200-750 Hz; LN: 7 D) 0-1000 Hz vs. 0-100 Hz; REZ: 1, LN: 9, AN: 13 E) 0-1000 Hz vs. 100-200 Hz; REZ: 1, LN: 7, AN: 5 F) 0-100 Hz vs. 100-200 Hz; REZ: 2, LN: 9, AN: 6 G) 100-500 Hz vs. 200-750 Hz; LN: 1, AN: 7. Einzelne Zelltypen sind durch verschiedene Symbole dargestellt (siehe Legende).

Durch Paarvergleiche auf Einzelzellniveau sollte nun untersucht werden, ob sich die Distanzverteilungen einzelner *Degradationsstufen* unterscheiden. Dieser direkte statistische Vergleich war allerdings nicht so einfach möglich: Zur Berechnung der Distanzkurven wurden jeweils die 10 Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang mit 10 weiteren Spiketrains (derselben oder einer anderen Degradationsstufe) verglichen. Dadurch ergaben

sich für jede Degradationsstufe 10 x 10, also 100 Distanzwerte - die Stichprobengröße wurde sozusagen artifiziell von 10 auf 100 erhöht. Aus diesem Grund wurde zum Vergleich der Distanzen unterschiedlicher Degradationsbänder eine Monte-Carlo-Simulation auf Basis des Wilcoxon-Tests angewendet (siehe Kapitel 2.4.5). Die Antworten einer Zelle auf zwei verschiedene Degradationsbänder wurden ausgewählt und die Distanzverteilungen beider Bänder sukzessive für jede Degradationsstufe miteinander verglichen. Nach der Anzahl der Vergleiche die zwischen Frequenzbändern durchgeführt werden konnten, wurde das Signifikanzniveau entsprechend einer Bonferroni-Korrektur angepasst.

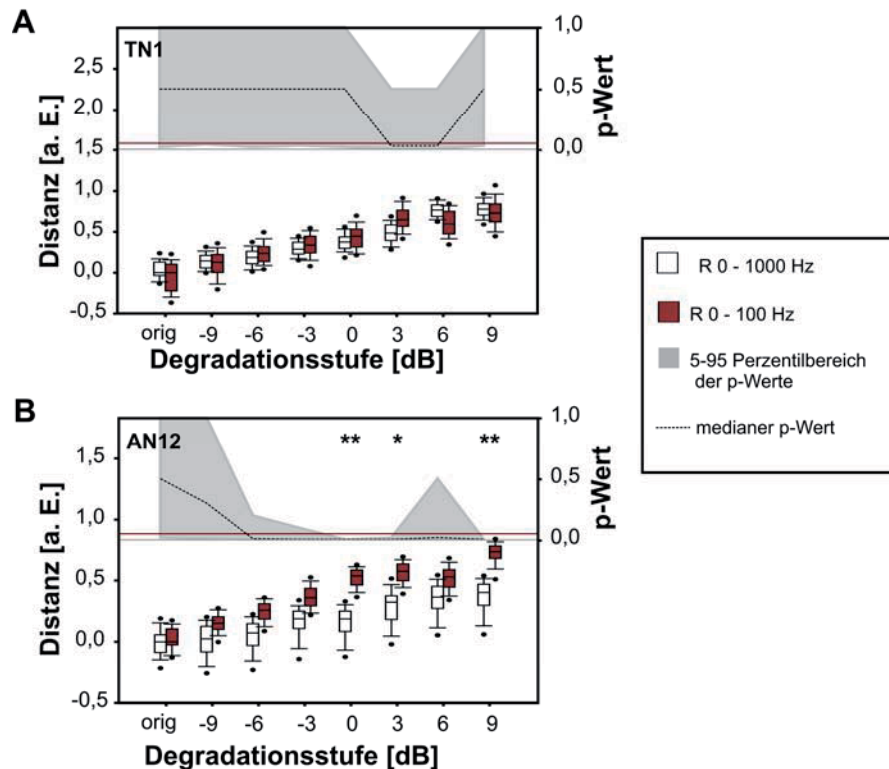


ABBILDUNG 3.14 VERGLEICH DER AUSWIRKUNG EINER SIGNALDEGRADATION MIT UNTERSCHIEDLICHEN FREQUENZBÄNDERN.

Spiketrain-Distanzen in Abhängigkeit sukzessiver Signaldegradation für ein A) TN1 (lokales Interneuron) und ein B) AN12 (aufsteigendes Interneuron). Für beide Zellen wurden 0-1000 Hz (weiß) und 0-100 Hz (rot) getestet. Die Abszisse zeigt die Degradationsstufen in dB, auf der linken Ordinate sind die Distanzen in arbiträren Einheiten aufgetragen. Die Mediane der Distanzverteilungen in Antwort auf den Originalgesangs wurden jeweils auf Null gesetzt. Die rechte Ordinate zeigt die p-Werte. Über eine Monte-Carlo-Simulation wurden die Distanzverteilungen jeder Degradationsstufe beider Frequenzbänder miteinander verglichen. Der grau schattierte Bereich in der oberen Hälfte der Graphen umfasst den 5-95% Perzentil Bereich der aus dem Wilcoxon Test resultierenden p-Werte Verteilungen, die gepunktete Linie die medianen p-Werte jeder Degradationsstufe. Die rote, horizontale Linie markiert die Signifikanzgrenze von 0,05. Bei dem TN1 gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Frequenzbändern (95-Perzentil der p-Werte für alle Degradationsstufen $\geq 0,006$ =Signifikanzniveau nach Bonferroni Korrektur). Bei dem AN12 waren bei 0 dB (95-Perzentil der p-Werte Verteilung = 0,005), 3 dB (95 Perzentil der p-Werte Verteilung = 0,02) und 9 dB (95-Perzentil der p-Werte Verteilung = 0,005) die Distanzen in Antwort auf das 0-100 Hz Band signifikant höher als die Distanzen des 0-1000 Hz Bandes.

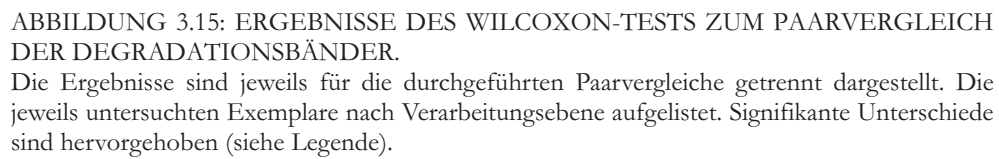
In ABBILDUNG 3.14 sind die Ergebnisse für zwei Zellen exemplarisch dargestellt. Für diese Analyse wurde der Median der Distanzverteilung des Originalgesangs auf Null

gesetzt. Die graue Fläche in der oberen Hälfte der beiden Graphen stellt die Verteilung der p-Werte dar (5-95 Perzentil), welche sich aus der Monte-Carlo-Simulation des Wilcoxon Tests ergaben. Die durchgezogene schwarze Linie zeigt den Median dieser Verteilungen. Das TN1 wurde von den beiden Degradationsbändern nicht signifikant unterschiedlich beeinflusst (ABBILDUNG 3.14A; 95% Perzentil der p-Werte Verteilung $\geq 0,5$). Bei dem AN12 waren bei 0 dB (95% $p = 0,005$), 3 dB (95% $p = 0,02$) und 9 dB (95% $p = 0,005$) die Distanzen in Antwort auf das 0-100 Hz Band signifikant höher als die Distanzen des 0-1000 Hz Bandes (ABBILDUNG 3.14B).

Wie die Zusammenfassung dieses direkten statistischen Analyse in ABBILDUNG 3.15 zeigt, ergab sich für keinen der durchgeführten Vergleiche ein einheitliches Ergebnis, welches für alle untersuchten Verarbeitungsstufen galt. Signifikante Unterschiede traten vor allem bei Rezeptoren und lokalen Interneuronen auf (überwiegend TN1). Auf Ebene der aufsteigenden Interneurone waren signifikante Unterschiede wesentlich seltener zu finden. Für den Vergleich zwischen 0-1000 Hz und 0-100 Hz traten bei den lokalen Interneuronen vermehrt signifikant niedrigere Distanzverteilungen der Antworten auf das breite Degradationsband auf. Ein BGN1 fiel dabei aus dem Rahmen, für diese Zelle hatte das breite Degradationsband ab -6 dB einen signifikant stärkeren Einfluss (ABBILDUNG 3.15C). Der Vergleich zwischen 0-100 Hz und 100-200 Hz zeigte für die Mehrheit der getesteten Rezeptoren und lokalen Interneurone eine signifikant geringere Auswirkung der Degradation mit 100-200 Hz (ABBILDUNG 3.15F). Eine Degradation der Gesangsumhüllenden mit 0-100 Hz wirkte sich also stärker auf die Repräsentation des Originalgesanges aus, was sich auch in höheren extrinsischen Distanzen widerspiegelte. Auf Ebene der aufsteigenden Neuronen gab es für die Mehrheit der Zellen wiederum keine signifikanten Unterschiede. Überraschenderweise stieg die Zahl der signifikanten Unterschiede nicht mit zunehmender Signaldegradation kontinuierlich an, sondern erreichte ihren Gipfel meist bei intermediären Degradationsstufen. Dies ist wahrscheinlich auf Nichtlinearitäten in den Distanzkurven zurückzuführen, welche vor allem bei den schmalen Degradationsbändern auftraten (siehe Abbildung 5.2E).

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass sich die Mehrheit der getesteten Degradationsbänder relativ ähnlich auf die neuronale Repräsentation des Originalgesangs auswirken. Dies gilt vor allem für die aufsteigenden Neuronen, für welche weder für den Vergleich der Anstiegssteilheiten über die untersuchten Zellpopulationen noch für den Vergleich auf Einzelzellniveau aussagekräftige Unterschiede gefunden werden konnten.

Des Weiteren wird anhand von ABBILDUNG 3.15 deutlich, dass signifikante Unterschiede nicht ausschließlich bei einzelnen Zelltypen sondern verstreut bei Exemplaren verschiedener Zelltypen auftraten.



3.2.3 Auswirkung der Signaldegradation auf die Feuerrate

Im vorangegangenen Kapitel wurde die durch sukzessive Degradation hervorgerufene Veränderung der neuronalen Repräsentation eines Signals mit Hilfe einer Spiketrain-Metrik quantifiziert. Der Unterschied zwischen den Spiketrains wurde mit Zeitkonstanten von 3ms, 5ms, 10 ms und 100 ms quantifiziert. Bei den niedrigen Zeitkonstanten trugen auch die Unterschiede in den Zeitpunkten der einzelnen Spikes wesentlich zu den Distanzwerten bei (siehe Kapitel 2.4.5). Speziell für die höheren Verarbeitungsebenen ist allerdings zu erwarten, dass sich die Signaldegradation auch in Form einer Änderung der Spikerate auswirken kann (Wohlgemuth, 2008). Wie bereits in der Einleitung zu diesem Kapitel beschrieben wurde, können im Prinzip zwei Formen von Raten-Änderungen auftreten: i) *die Addition von Spikes* – durch die Degradation des Signals stören zusätzliche Spikes die ursprüngliche neuronale Repräsentation. ii) *die Suppression von Spikes* – durch die Degradation des Signals werden informative Spikes der ursprünglichen neuronalen Repräsentation unterdrückt. Um zu untersuchen, ob diese möglichen Auswirkungen auftraten, wurde die Abhängigkeit der Feuerrate von der Signaldegradation mit verschiedenen Frequenzbändern untersucht. Um den Bezug zu den Verhaltensexperimenten aufrecht zu halten wurde erneut kein spezifisches Auswertefenster gewählt, sondern die gesamte Stimulusdauer für die Auswertung herangezogen.

Abbildung 3.16 zeigt die prozentuale Änderung der Feuerrate in Abhängigkeit von der Signaldegradation für Rezeptoren und lokale Interneurone. Die getesteten Frequenzbänder sind einzeln in sechs Teilabbildungen dargestellt. Bei den Rezeptoren und der Mehrheit der lokalen Interneurone kam es mit sukzessiver Signaldegradation zu geringen positiven (<25 %) Änderungen der Feuerrate. Dieses Antwortverhalten trat bei allen getesteten Frequenzbändern bis auf das 0-100 Hz Frequenzband auf, für welches die Raten-Änderungen mehrheitlich negativ waren. Eine Ausnahme bildete hier ein UGN1 und ein BGN1. Dieser Zelltyp zeigte generell sowohl starke positive als auch negative Änderungen, wobei die Raten Zunahme vor allem bei tonisch, die Ratenabnahme aber bei tonisch oder phasisch antwortenden Vertretern auftrat.

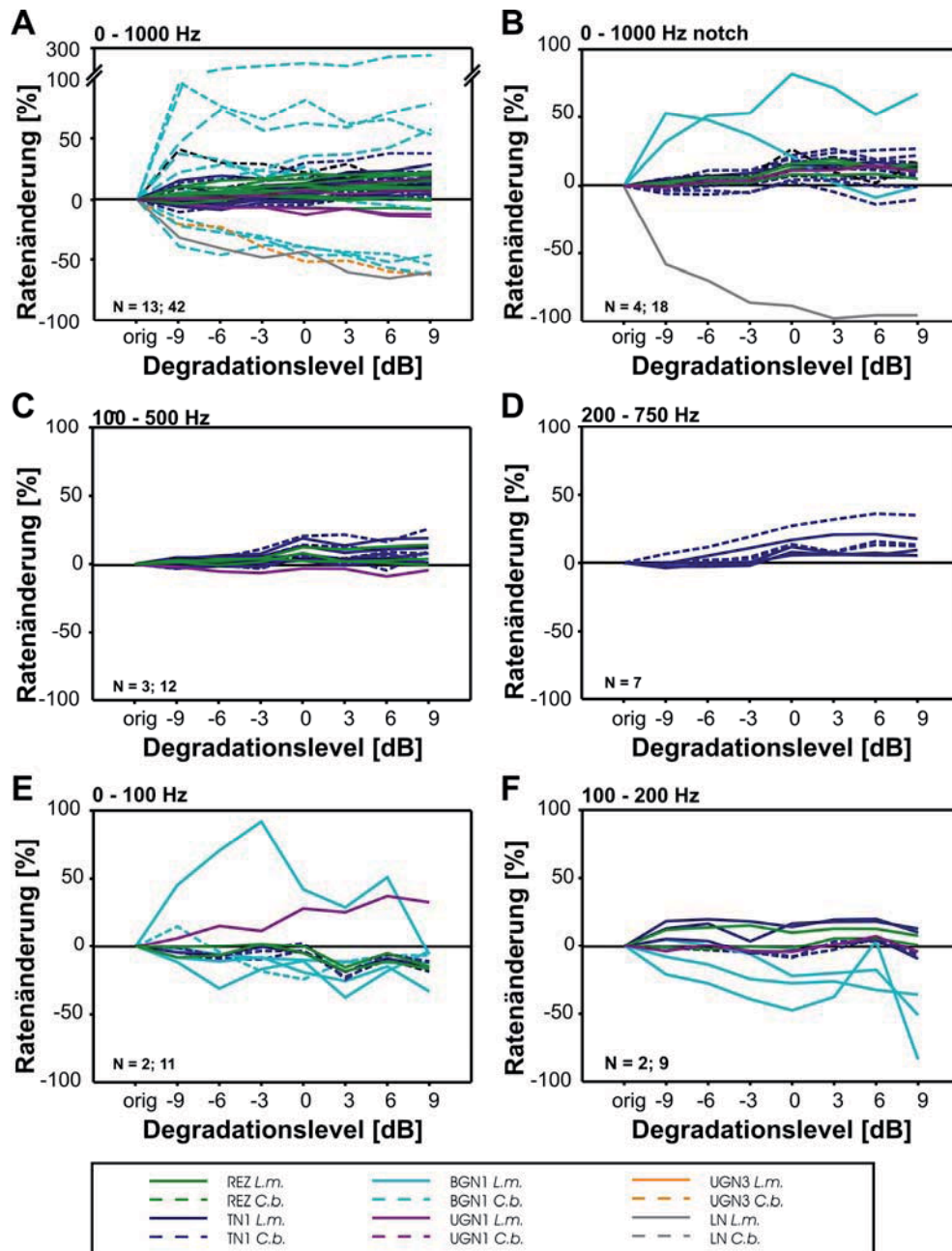


ABBILDUNG 3.16 ABHÄNGIGKEIT DER FEUERRATE VON DER DEGRADATIONSSTUFE FÜR REZEPTOREN UND LOCALE INTERNEURONE (unterschiedliche Zelltypen, siehe Legende). A) 0-1000 Hz; B) 0-1000 Hz notch; C) 100-500 Hz; D) 200-750 Hz; E) 0-100 Hz; F) 100-200 Hz. Auf der Abszisse ist die Signaldegradation in dB aufgetragen, die Ordinate zeigt die prozentuale Änderung der Feuerrate. Verschiedene Zelltypen sind an den unterschiedlichen Linienfarben bzw. -typen erkennbar (siehe Legende).

Für die aufsteigenden Interneurone ergab sich in Antwort auf die 0-1000 Hz Degradation ein heterogenes Bild (Abbildung 3.17A). Obwohl sowohl positive als auch negative Änderungen auftraten, waren die Änderungen mehrheitlich negativ. Dies wird vor allem bei den restlichen getesteten Frequenzbändern deutlich (Abbildung 3.17B-F). Die Zelle mit den stärksten Raten-Änderungen war ein AN3, welches vor allem bei den schmalen Frequenzbändern Ratenzunahmen von bis über 100% erreichte.

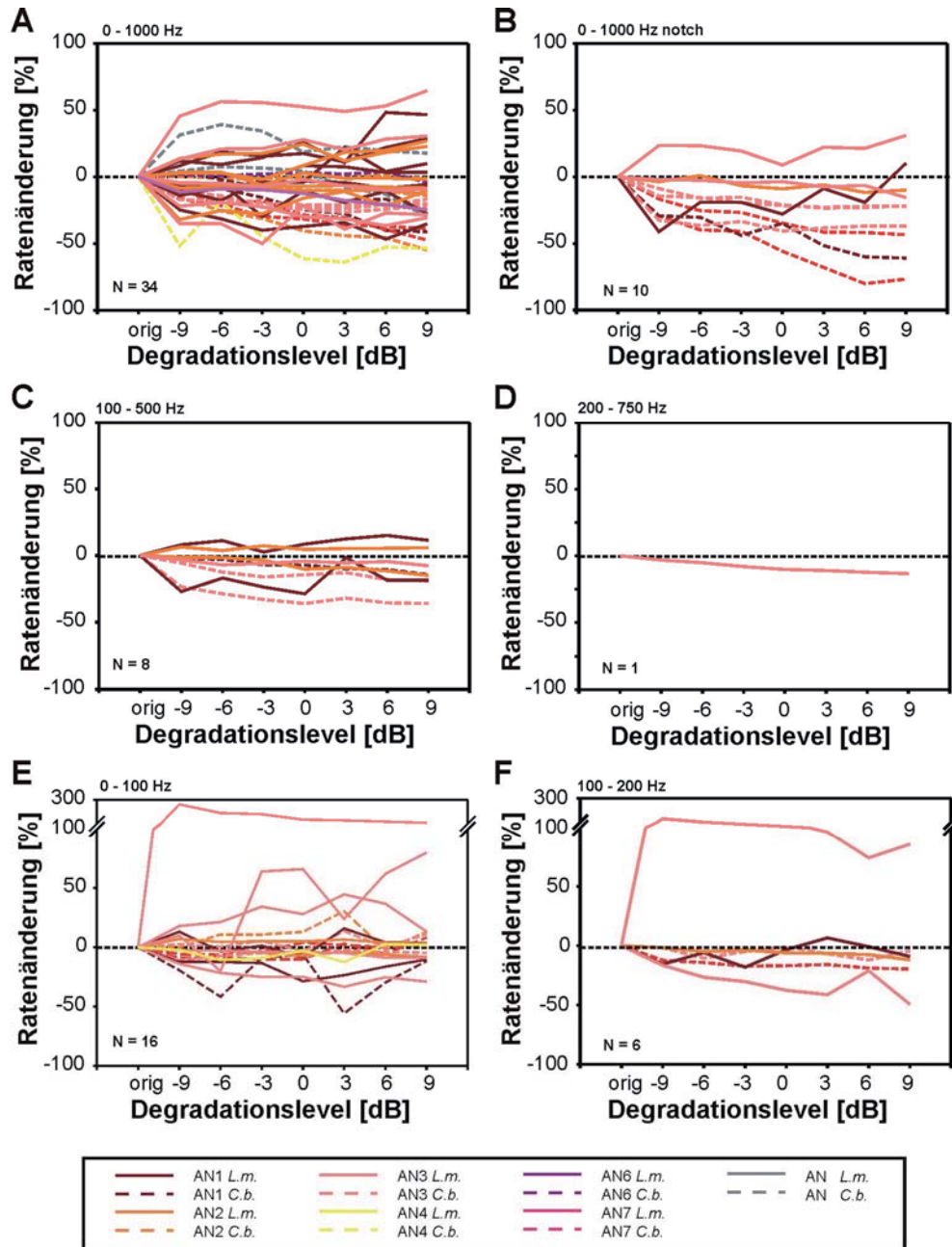


ABBILDUNG 3.17 ABHÄNGIGKEIT DER FEUERRATE VON DER DEGRADATIONSSTUFE FÜR AUFSTEIGENDE INTERNEURONE (unterschiedliche Zelltypen; siehe Legende). A) 0-1000 Hz; B) 0-1000 Hz notch; C) 100-500 Hz; D) 200-750 Hz; E) 0-100 Hz; F) 100-200 Hz. Auf der Abszisse ist die Signaldegradation in dB aufgetragen, die Ordinate zeigt die prozentuale Änderung der Feuerrate. Verschiedene Zelltypen sind an den unterschiedlichen Linienfarben bzw. -typen erkennbar (siehe Legende).

In Abbildung 3.18 ist die Differenz der Feuerraten in Antwort auf die höchste Degradationsstufe (9dB) und den Originalgesang aufgetragen. Die untersuchten Verarbeitungsebenen sind in drei Teilabbildungen dargestellt, wobei jeweils die unterschiedlichen Frequenzbänder miteinander verglichen wurden. Datenpunkte, die von einzelnen Zellen stammen, wurden durch Linien miteinander verbunden. Es wurde darauf verzichtet, Zellen von *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* speziell zu kennzeichnen; artspezifische Unterschiede in der Raten-Änderung waren nicht nachweisbar (ABBILDUNG 5.1).

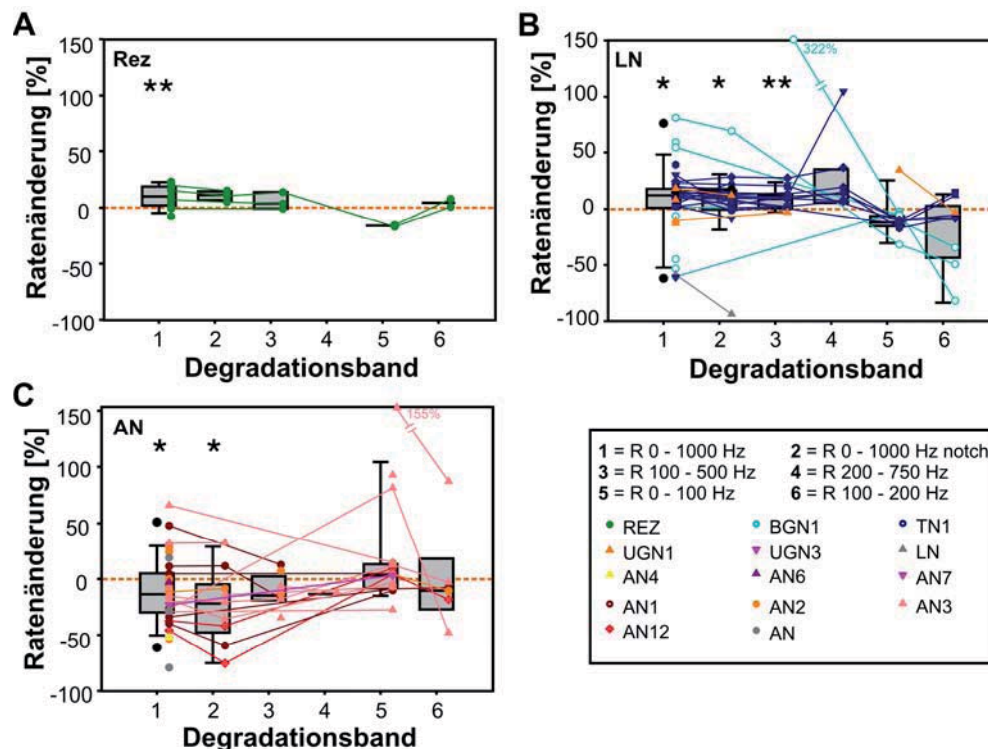


ABBILDUNG 3.18 ABHÄNGIGKEIT DER FEUERRATEN-ÄNDERUNG VOM DEGRADATIONSBAND.

A) Rezeptoren; B) lokale Interneurone; C) aufsteigende Interneurone. Die Rauschbänder sind auf der Abszisse, die Differenz der Feuerrate (9 dB – Originalgesang in Prozent der Feuerrate des Originalgesangs) auf der Ordinate aufgetragen. Daten die von einzelnen Zellen für mehrere Rauschbänder erhoben wurden sind durch Linien miteinander verbunden; Zelltypen sind an den unterschiedlichen Linien und Symbolen erkennbar. Sterne zeigen signifikante Feuerratendifferenzen.

Auf Ebene der Rezeptoren lag für das 0-1000 Hz Degradationsband die Feuerrate für die höchste Degradationsstufe signifikant über der Rate des Originalgesangs, das Frequenzband 0-1000 Hz mit notch verfehlte die Signifikanzgrenze knapp (0-1000 Hz: Median = 10,0%, $p = 0,001$; 0-1000 Hz notch: Median = 11,3%, $p = 0,068$; Wilcoxon-Test). Für die anderen getesteten Frequenzbänder (100-500 Hz: Median = 3,8%; 0-100 Hz: Median = -16,1%; 100-200 Hz: Median = 4,4%) konnte aufgrund zu geringer Stichprobenzahlen keine Statistik angewendet werden.

Für die Mehrheit der lokalen Interneurone, vor allem für das TN1 zeigte sich ein den Rezeptoren ähnliches Antwortverhalten. Bei Degradation mit 9 dB Breitbandrauschen kam es ebenfalls zu einer Zunahme der mittleren Feuerrate (0-1000 Hz: Median = 12,1%, $p = 0,017$; 0-1000 Hz notch: Median = 10,2%, $p = 0,048$; 100-500 Hz: Median = 8,6%, $p = 0,004$; 200-750 Hz: Median = 13,1%, $p = 0,063$; Wilcoxon-Test). Für die beiden schmalen Frequenzbänder lag die mediane Ratendifferenz im negativen Bereich, die Raten Änderungen waren allerdings nicht signifikant (0-100 Hz: Median = -12,1%, $p = 0,203$; 100-200 Hz: Median = -8,7%, $p = 0,374$).

Die Feuerratendifferenzen der aufsteigenden Neurone (Abbildung 3.18C) zeigten im Vergleich zu den beiden davor liegenden Verarbeitungsstufen ein gegensätzliches Bild. Für die breiten Degradationsbänder lag der Median der Feuerrate jeweils im negativen Bereich, durch Signaldegradation kam es für die aufsteigenden Neurone also mehrheitlich zu einer

Abnahme der Feuerrate (0-1000 Hz: Median = -13,6%, $p = 0,012$; 0-1000 Hz notch: Median = -22%, $p = 0,022$; 100-500 Hz: Median = -14,7%, $p = 0,128$; Wilcoxon-Test). Für das 200-750 Hz Frequenzband konnte nur eine Zelle getestet werden (AN), für welche die Ratendifferenz -13,4% betrug. Für 0-100 Hz war keine signifikante Abweichung festzustellen (Median = 2,9; $p = 0,363$) und auch für 100-200 Hz gab es keinen signifikanten Unterschied (Median = -10,5; $p = 0,463$).

Für den Paarvergleich der Feuerraten Änderungen zwischen den Frequenzbändern wurde ebenfalls der Wilcoxon Test herangezogen. Da für jedes Frequenzband 5 Vergleiche durchgeführt werden konnten, wurde die Signifikanzschranke nach einer Bonferroni-Korrektur ($0,05/5$) auf 0,01 herabgesetzt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 für alle drei Verarbeitungsebenen zusammengefasst. Es traten keine signifikanten Unterschiede auf. Bei der Interpretation dieser Ergebnisse muss allerdings beachtet werden, dass z. T. sehr geringe Fallzahlen vorlagen.

Tabelle 3: Ergebnisse des Wilcoxon Tests zum Paarvergleich von Degradationsbändern.

Paarvergleich	REZ		LN		AN	
	p-Wert	N	p-Wert	N	p-Wert	N
R 0-1000 Hz notch u. R 0-1000 Hz	0,109	4	0,145	18	0,214	9
R 100-500 Hz u. R 0-1000 Hz	0,285	4	0,389	12	0,5007	5
R 200-750 Hz u. R 0-1000 Hz	xxxxx	xxxxx	0,398	7	xxxxx	xxxxx
R 0-100 Hz u. R 0-1000 Hz	xxxxx	2	0,066	9	0,056	14
R 100-200 Hz u. R 0-1000 Hz	xxxxx	2	0,176	7	0,225	5
R 100-500 Hz u. R 0-1000 Hz notch	0,180	3	0,012	8	xxxxx	2
R 200-750 Hz u. R 0-1000 Hz notch	xxxxx	xxxxx	0,345	6	xxxxx	xxxxx
R 0-100 Hz u. R 0-1000 Hz notch	xxxxx	2	0,068	4	0,046	6
R 100-200 Hz u. R 0-1000 Hz notch	xxxxx	2	0,068	4	xxxxx	2
R 200-750 Hz u. R 100-500 Hz	xxxxx	xxxxx	0,310	7	xxxxx	xxxxx
R 0-100 Hz u. R 100-500 Hz	xxxxx	2	0,068	4	xxxxx	2
R 100-200 Hz u. R 100-500 Hz	xxxxx	2	0,068	4	xxxxx	2
R 100-200 Hz u. R 0-100 Hz	0,180	3	0,953	9	0,249	6

Diese Ergebnisse zeigen, dass sich mit steigender Verarbeitungsstufe die Auswirkung der Degradation auf die neuronale Repräsentation verändert. Während auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone die Feuerrate zunimmt, kommt es bei den aufsteigenden Interneuronen zu einer Ratenabnahme. Dieser Effekt wird vor allem bei jenen Degradationsbändern deutlich, welche auch Frequenzen >200 Hz enthielten.

Bisher wurden die Antworten auf den gesamten Gesang betrachtet. Nun soll untersucht werden, ob sich die Signaldegradation auf die Silben- und Pausen-Antworten unterschiedlich auswirkte. Dafür wurde die mittlere Änderung der Spikeraten für diese Gesangskomponenten getrennt berechnet. Für viele Zellen traten in Antwort auf den Originalgesang innerhalb der Pausen keine Spikes auf. Aus diesem Grund ist in Abbildung 3.19 die Feuerratendifferenz zwischen der höchsten Degradationsstufe [9dB] und dem Originalgesang absolut in Hz aufgetragen. Abbildung 3.19A zeigt die Auswirkung einer Signaldegradation mit 0-1000 Hz. Auf der Ordinate ist die Raten-Änderung in Hz aufgetragen. Die Abszisse zeigt, nach Verarbeitungsebenen geordnet, die Verteilung dieser Raten Änderungen, wobei links die Silben und rechts die Pausen aufgetragen sind. Innerhalb der Silben trat weder für die Rezeptoren noch für die lokalen Interneurone eine

signifikante Änderung der Feuerrate auf (REZ: Median = -0,5 Hz, $p = 0,8$; LN: Median = 0,9 Hz, $p = 0,698$). Für die aufsteigenden Zellen ergab sich für die Feuerratendifferenz innerhalb der Silben ein signifikanter Unterschied, wobei die Feuerrate für den degradierten Gesang im Median niedriger war als für den Originalgesang (Median = -3,2 Hz, $p = 0,018$). Zwischen den Verarbeitungsebenen gab es keine signifikanten Unterschiede (REZ-LN $p = 0,707$; REZ-AN $p = 0,270$; AN-LN $p = 0,055$). Innerhalb der Pausen kam es für alle Verarbeitungsebenen zu einem höchst signifikanten Anstieg der Feuerrate (REZ: Median = 75,0 Hz, $p < 0,0001$; LN: Median = 36,8 Hz, $p < 0,0001$; AN: Median = 5,9 Hz, $p < 0,0001$), wobei es teilweise auch signifikante Unterschiede zwischen den Verarbeitungsebenen gab (REZ-AN $p < 0,0001$; AN-LN $p < 0,0001$). Der Unterschied zwischen Rezeptoren und lokalen Interneuronen war allerdings knapp nicht signifikant (REZ-LN $p = 0,029$ – siehe Bonferroni-Korrektur!).

Auch für das 0-1000 Hz notch Band (Abbildung 3.19B) ergaben sich für die ersten beiden Verarbeitungsebenen keine signifikanten Raten Änderungen innerhalb der Silben (REZ: Median = -1,3 Hz, $p = 0,507$; LN: Median = 0,4 Hz, $p = 0,870$). Erneut war die mediane Feuerrate der aufsteigenden Neurone signifikant niedriger (Median = -17,7 Hz, $p = 0,027$). Signifikante Unterschiede traten nur zwischen lokalen und aufsteigenden Interneuronen auf (REZ-LN $p = 0,645$; REZ-AN $p = 0,185$; AN-LN $p = 0,006$). In den Pausen kam es durch die Signaldegradation erneut für alle untersuchten Verarbeitungsebenen zu einer signifikanten Erhöhung der Feuerrate (REZ: Median = 73,6 Hz, $p = 0,001$; LN: Median = 27,7 Hz, $p < 0,0001$, AN: Median = 9,7 Hz, $p = 0,02$). Ein signifikanter Unterschied fand sich für dieses Degradationsband nur zwischen Rezeptoren und aufsteigenden Neuronen (REZ-LN $p = 0,030$; REZ-AN $p < 0,0001$; AN-LN $p = 0,030$).

Für das 100-500 Hz Frequenzband zeigte sich erneut ein ähnliches Bild: Innerhalb der Silben traten nur für die aufsteigenden Interneurone signifikant negative Raten Änderungen auf (REZ: Median = -7,6 Hz, $p = 0,284$; LN: Median = -3,8 Hz, $p = 0,162$; AN: Median = -8,1 Hz, $p = 0,034$); allerdings ohne signifikante Unterschiede zwischen den Verarbeitungsebenen (REZ-LN $p = 0,369$; REZ-AN $p = 0,832$; AN-LN $p = 0,134$). In den Pausen gab es signifikante Ratenunterschiede (REZ: Median = 65,5 Hz, $p = 0,012$; LN: Median = 48,6 Hz, $p < 0,0001$; AN: Median = 19,3 Hz, $p = 0,022$) und teilweise ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen den Verarbeitungsebenen (REZ-LN $p = 0,710$; REZ-AN $p < 0,0001$; AN-LN $p = 0,003$).

Für das Frequenzband 200-750 Hz wurden keine Rezeptoren und nur ein aufsteigendes Neuron getestet (Abbildung 3.19D). Für die lokalen Interneurone fanden sich keine signifikanten Raten Änderungen innerhalb der Silben (Median = 4,0 Hz, $p = 0,243$), die Änderungen in den Pausen waren allerdings signifikant positiv (Median = 40,9 Hz, $p = 0,005$).

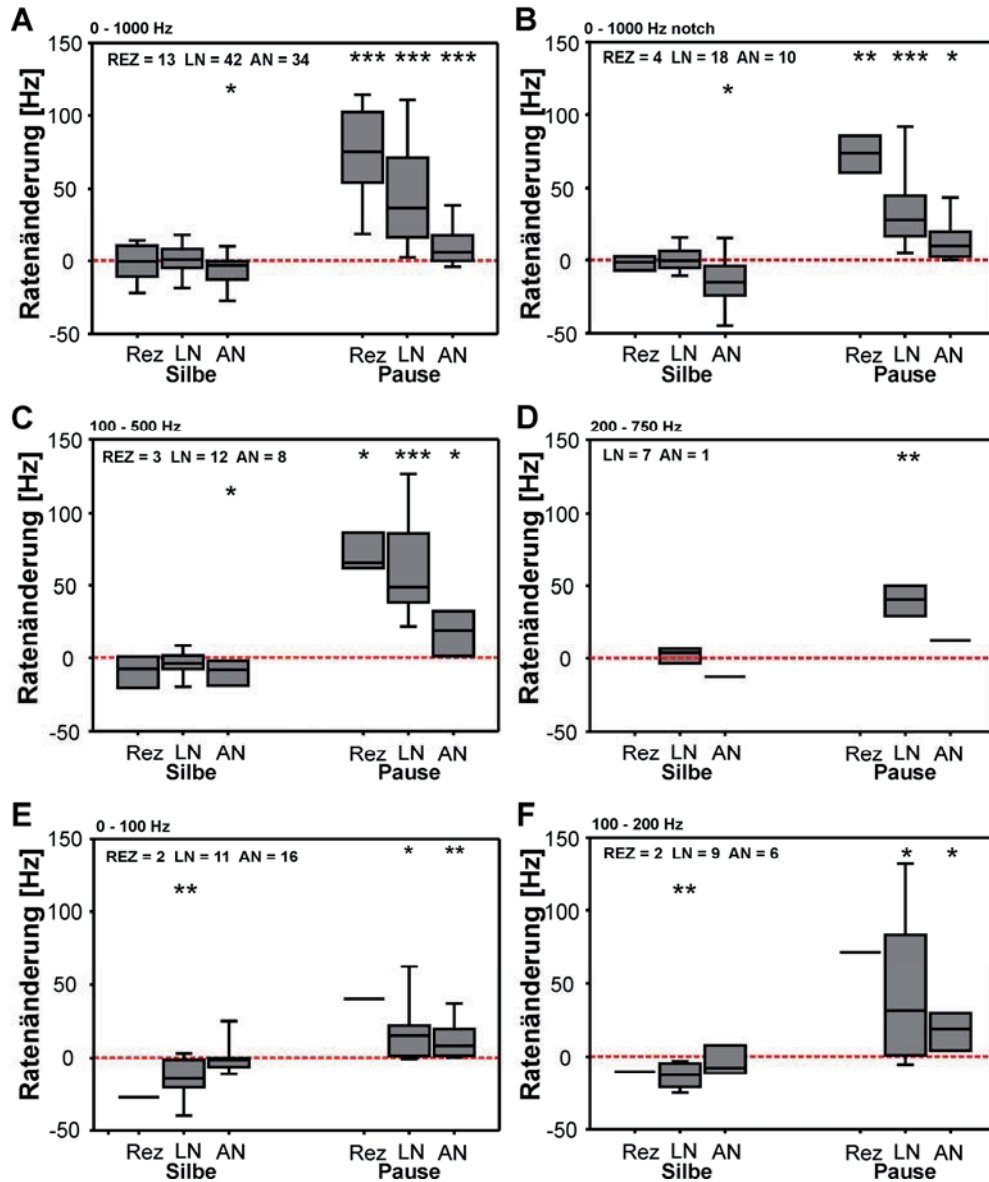


ABBILDUNG 3.19 FEUERRATEN-ÄNDERUNG GETRENNT DARGESTELLT FÜR SILBEN UND PAUSEN.

Auf der Abszisse sind die einzelnen Verarbeitungsebenen sowie Silben und Pausen getrennt aufgetragen, Zelltypen sind an den unterschiedlichen Symbolen erkennbar. Die Ordinate zeigt die Differenz der Feuerrate zwischen 9 dB Signaldegradation und dem Originalgesang absolut in [Hz]. Der Kolmogorov-Smirnov-Test wies bis auf eine Ausnahme (0 – 100Hz, siehe Text) Normalverteilungen aus, wodurch auf die Daten der t-Test angewendet werden konnte. Einerseits wurde geprüft, ob sich die Ratendifferenzen signifikant von 0 unterschieden, andererseits ob es einen signifikanten Unterschied zwischen den Verarbeitungsebenen gab. Wurden die drei Verarbeitungsebenen miteinander verglichen, mussten nach der Bonferroni-Korrektur die Signifikanzschranken auf $0,05/3 = 0,017$ herabgesetzt werden. Die einzelnen Frequenzbänder sind in 6 Teilabbildungen dargestellt. A) 0-1000 Hz; B) 0-1000 Hz notch; C) 100-500 Hz; D) 200-750 Hz; E) 0-100 Hz; F) 100-200 Hz. Signifikante Feuerratendifferenzen sind durch Sterne gekennzeichnet.

Die Signaldegradation mit 0-100 Hz führte bei allen Verarbeitungsebenen im Median zu einer Abnahme der Feuerrate innerhalb der Silben, welche aber nur für lokale Interneuronen signifikant war (REZ: Median = -27,4 Hz $p = 0,052$; LN: Median = -14,3 Hz, $p = 0,009$; AN: Median = -1,3 Hz, $p = 0,059$ – hier Wilcoxon-Test), wobei es keinen signifikanten Unterschied zwischen den Verarbeitungsebenen gab (REZ-LN $p = 0,180$;

REZ-AN $p = 0,180$; AN-LN $p = 0,033$ – hier Wilcoxon-Test). In den Pausen zeigte sich erneut eine Zunahme der Feuerrate, welche für lokale und aufsteigende Interneurone signifikant war (REZ: Median = 40,3 Hz, $p = 0,082$; LN: Median = 15,5 Hz, $p = 0,016$; AN: Median = 8,4 Hz; $p = 0,002$), und es fanden sich signifikante Unterschiede zwischen Rezeptoren und aufsteigenden Interneuronen (REZ-LN $p = 0,231$; REZ-AN $p = 0,014$; AN-LN $p = 0,353$). Es konnten allerdings nur zwei Rezeptoren getestet werden.

Das zweite schmale Degradationsband (100-200 Hz; Abbildung 3.19F) wirkte sich sehr ähnlich aus. Die Feuerrate in den Silben nahm durch die Signaldegradation tendenziell ab und diese Abnahme war für die lokalen Interneurone sogar signifikant (REZ: Median = -10,5 Hz, $p = 0,122$; LN: Median = -12,8 Hz, $p = 0,001$; AN: Median = -7,7 Hz $p = 0,902$). Zwischen den Verarbeitungsebenen traten allerdings keine signifikanten Unterschiede auf (REZ-LN $p = 0,530$; REZ-AN $p = 0,638$; AN-LN $p = 0,103$). In den Pausen kam es bei allen Verarbeitungsebenen zu einer signifikanten Zunahme der Feuerrate (REZ: Median = 71,8 Hz, $p = 0,088077$; LN: Median = 31,4 Hz, $p = 0,036$; AN: Median = 19,1 Hz $p = 0,022$). Es ergab sich auch ein signifikanter Unterschied zwischen Rezeptoren und aufsteigenden Neuronen (REZ-LN $p = 0,454$; REZ-AN $p = 0,002$; AN-LN $p = 0,259$). Auch für dieses Frequenzband konnten nur zwei Rezeptoren getestet werden.

Diese Ergebnisse zeigen, dass sich die Signaldegradation auf Silben und Pausen sehr unterschiedlich auswirkte. Falls innerhalb der Silben überhaupt Änderungen der Feuerrate auftraten, so waren diese meist negativ. Dieser Effekt trat vor allem bei den aufsteigenden Neuronen auf, und könnte ein Hinweis auf die spezifischen Filtereigenschaften dieser Verarbeitungsebene sein. Innerhalb der Pausen kam es hingegen immer zu massiven Zunahmen der Feuerrate. Diese Maskierung der Pausen könnte somit auch für die Signalerkennung der Tiere im Verhalten der limitierende Faktor sein. Dazu mehr in Kapitel 3.4.3..

Bei der Betrachtung der bisherigen Ergebnisse muss jedoch beachtet werden, dass die Zellen aufgrund unterschiedlicher Reizschwellen in verschiedenen Bereichen ihrer Kennlinien getestet wurden. Um eventuelle Abhängigkeiten zwischen Kennlinienbereich und Änderungen der Feuerrate aufzufinden zu können, wurde für all jene Zellen, für die eine Intensitätskennlinie vorlag, berechnet in welchem Bereich ihrer Kennlinie die Zellen untersucht wurden.

Da viele Zelltypen sehr komplexe Kennlinien (z.B. Bandpass) aufweisen können, wurde jedoch nicht, wie oft üblich, der Prozentwert über der Reizschwelle, sondern der Prozentwert relativ zur maximal erreichten Feuerrate ($f\%$) berechnet (Abbildung 3.20A).

$$f[\%] = \frac{x}{y} * 100$$

In Abbildung 3.20B ist die Abhängigkeit der Raten Änderung von $f[\%]$ getrennt für Silben und Pausen aufgetragen. Die nicht-parametrische Korrelation nach Kendall-Taub wies keine signifikanten Abhängigkeiten zwischen getestetem Kennlinienbereich und Raten-Änderung aus. Die Stärke der degradationsbedingten Änderung der Feuerrate war somit nicht vom Kennlinienbereich abhängig, in dem die Zelle getestet wurde.

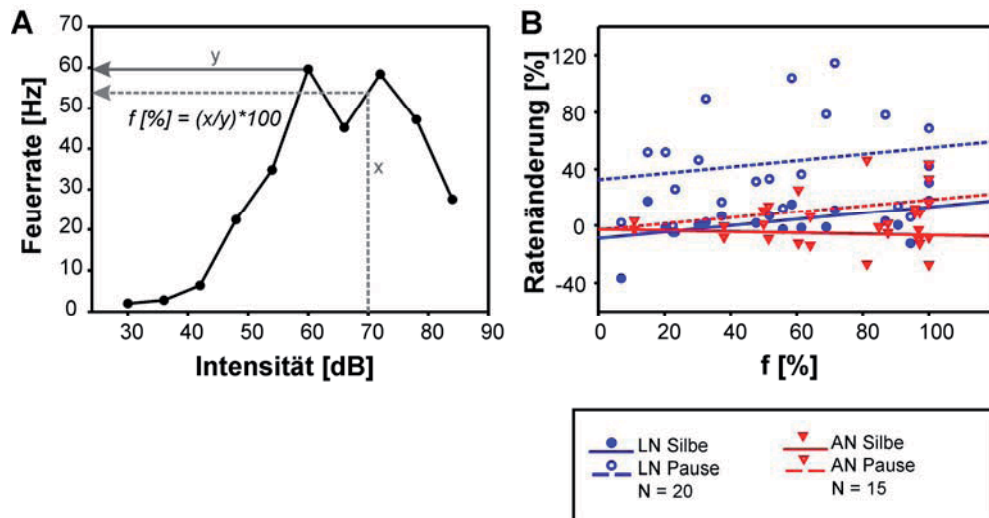


ABBILDUNG 3.20 VERGLEICH ZWISCHEN KENNLINIENBEREICH UND DEGRADATIONSABHÄNGIGER RATENÄNDERUNG

A) Schematische Darstellung zur Berechnung von $f[\%]$ anhand der Intensitätskennlinie eines BGN1. Die Abszisse zeigt die gestesteten Reizintensitäten in [dB], die Ordinate die Feuerraten in [Hz]. Zur Ermittlung der Kennlinien wurde 500 ms weißes Rauschen verwendet. B) Korrelation zwischen Ratenänderung in Silben (geschlossene Symbole) und Pausen (offene Symbole) und $f[\%]$. Nicht parametrische Korrelation nach Kendall-Taub: Silben-LN: $r = 0,286$, $p = 0,079$; Silben-AN: $r = -0,116$, $p = 0,551$; Pausen-LN: $r = 0,191$, $p = 0,420$; Pausen-AN: $r = 0,384$, $p = 0,158$. Die drei Verarbeitungsebenen sind in unterschiedlichen Farben dargestellt (siehe Legende). Da auf Ebene der Rezeptoren nur für 3 Zellen Kennlinien vorlagen, wurde auf die Berechnung der Regression verzichtet.

Zusammenfassung

Durch die zeitliche Degradation des Originalgesanges kam es zu einem Anstieg der Spiketrain-Distanzen, welcher den Unterschied zwischen den Antworten auf den Originalgesang und den gestörten Gesängen widerspiegelte. Hier zeigte sich ein Unterschied zwischen den Verarbeitungsebenen: Die Steigungen der Distanzkurven wurden von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen signifikant geringer. Die verschiedenen Degradationsbänder wirkten sich dabei kaum unterschiedlich auf die Anstiegssteilheiten aus. Gerichtete signifikante Unterschiede waren nur auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone zu finden. Bei Betrachtung der Auswirkung der Signaldegradation auf die Feuerrate zeigten sich allerdings Unterschiede zwischen den Verarbeitungsebenen und auch zwischen den Frequenzbändern. Auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone kam es für alle bis auf das 0-100 Hz Frequenzband mehrheitlich zu einem Anstieg der Feuerrate. Dieser Anstieg war vor allem auf eine Maskierung der Pausen zurückzuführen, welche sich auf Ebene der aufsteigenden Interneurone weit weniger stark auswirkte. Für diese Verarbeitungsstufe trat bei Degradation mit Frequenzbändern, welche auch höhere (>200 Hz) Modulationsfrequenzen enthielten, eine Abnahme der Feuerrate auf, welche vor allem auf eine Unterdrückung von Spikes in den Silben-Antworten zurückzuführen war.

3.3 Intrinsische Variabilität

Neben der extrinsischen Degradation wirken sich auch intrinsische Rauschquellen, welche sich in einer erhöhten ‚trial to trial‘ Variabilität manifestieren, negativ auf die neuronale Repräsentation eines Signals aus. Vor allem die Unterscheidbarkeit feiner Amplitudenmodulationen kann durch die neuronale Variabilität limitiert werden. Für das Verständnis des Informationstransfers innerhalb eines sensorischen Systems ist es deshalb notwendig, die neuronale Variabilität auf Ebene der einzelnen Verarbeitungsstufen zu kennen (de Ruyter van Steveninck et al., 1997; DiCaprio et al., 2007; Rokem et al., 2006). (Vogel et al., 2005) haben durch auditorische Stimulation mit einfachen Rechteckpulsen bereits nachgewiesen, dass die Antwortvariabilität im auditorischen System von *Locusta migratoria* von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen zunimmt. Im Folgenden soll untersucht werden, ob dieser Befund bei Anwendung natürlicher Stimuli bzw. anderer Analyseverfahren aufrecht erhalten werden kann (Kapitel 3.3.1). Des Weiteren soll untersucht werden, ob die intrinsische Variabilität neben Zell- und Netzwerkeigenschaften auch von den Stimuluseigenschaften abhängig ist (de Ruyter van Steveninck et al., 1997; Warzecha und Egelhaaf, 1999). Dieser Frage soll mit der Analyse der Abhängigkeit zwischen intrinsischer Variabilität und Stimulustyp (bzw. Degradationsstufe) nachgegangen werden (Kapitel 3.3.2).

3.3.1 Intrinsische Variabilität – Vergleich zwischen den Verarbeitungsebenen

Intrinsische Distanzen

Mit Hilfe der Spiketrain-Metrik nach van Rossum wurde bereits der Einfluss extrinsischer Signaldegradation auf die Antworten auditorischer Neurone untersucht (siehe Kapitel 3.2). Dieses Analyseverfahren kann auch dazu herangezogen werden, um die intrinsische Variabilität (d.h. ‚trial to trial‘ Variabilität) von Neuronen zu quantifizieren. Hierbei muss allerdings erneut beachtet werden, dass die ermittelte Distanz stark abhängig von der Feuerrate des jeweiligen Neurons ist, weshalb auch die intrinsischen Distanzen auf die mittlere Feuerrate in Antwort auf eine Degradationsstufe normiert wurden (siehe Kapitel 2.4.5). In ABBILDUNG 3.21A ist zur Wiederholung das Schema einer Distanzmatrix dargestellt. Entlang der Diagonalen dieser Distanzmatrix (x_0-x_n) wurden jeweils die 10 Spiketrains, welche aus den 10 identischen Stimuluspräsentationen der einzelnen Degradationsstufen resultierten, miteinander verglichen. Die aus diesen Verteilungen ermittelten mittleren intrinsischen Distanzen sind für drei Beispielszellen, welche mit dem 0-1000 Hz Degradationsband getestet wurden in ABBILDUNG 3.21B dargestellt.

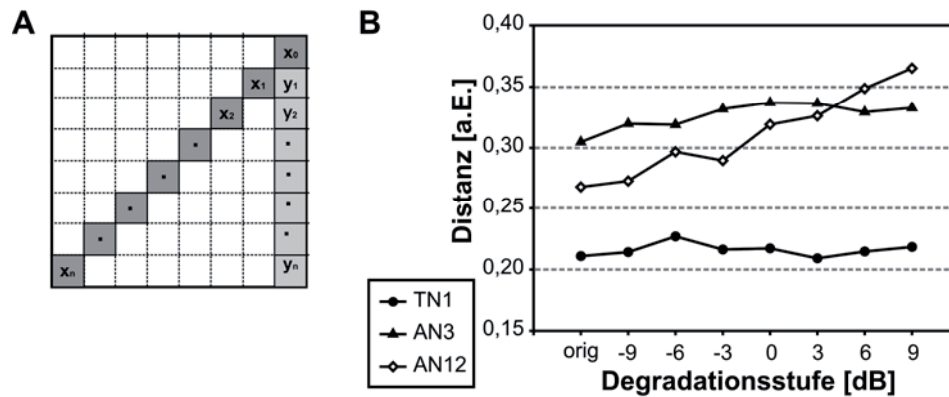


ABBILDUNG 3.21: ABHÄNGIGKEIT DER INTRINSISCHEN DISTANZ VON DER DEGRADATIONSSTUFE.

A) Schematische Darstellung einer Distanzmatrix. Entlang der dunkelgrau hervorgehobenen Diagonalen (x_0, x_n) sind die intrinsischen Distanzen zwischen den Spiketrains in Antwort auf die einzelnen Degradationsstufen abgebildet. B) Die Abhängigkeit der mittleren intrinsischen Distanz von der getesteten Degradationsstufe ist für ein TN1 (lokales Interneuron), ein AN3 und ein AN12 (aufsteigende Interneurone) dargestellt. Auf der Abszisse ist die Degradationsstufe in dB (Rauschen zu Signal Verhältnis) aufgetragen; „orig“ markiert den Originalgesang. Die Ordinate zeigt die Distanz in arbiträren Einheiten. Die Zelltypen sind mit verschiedenen Symbolen dargestellt. Um die intrinsischen Distanzen von Zellen mit unterschiedlicher Feuerrate vergleichen zu können, wurden diese mit der mittleren Feuerrate in Antwort auf den jeweiligen Stimulus normiert.

Die drei untersuchten Zelltypen unterschieden sich in ihrer ‚trial to trial‘ Variabilität voneinander, wobei das lokale Interneuron (TN1) eine wesentlich geringere intrinsische Distanz aufwies als die beiden aufsteigenden Interneurone. Zumindest für die beiden aufsteigenden Neurone schien es auch eine positive Abhängigkeit der intrinsischen Distanz von der Degradationsstufe zu geben. In ABBILDUNG 3.22 sind zunächst die mittleren intrinsischen Distanzen nach Verarbeitungsebenen zusammengefasst, wobei in den einzelnen Teilabbildungen die Ergebnisse der Berechnung mit vier verschiedenen Zeitkonstanten dargestellt sind. Wurde für das Metrik-Verfahren die zeitliche Auflösung auf 3 ms festgelegt, was dem mittleren optimalen τ der Rezeptoren entsprach, kam es zu einer klaren Zunahme der intrinsischen Variabilität mit steigender Verarbeitungsebene ($\chi^2 = 25,3$; $p < 0,001$, H-Test nach Kruskal und Wallis). Während der Unterschied zwischen Rezeptoren und lokalen Interneuronen nicht signifikant war ($Z = -1,18$; $p = 0,235$; Mann-Whitney post hoc, zweiseitig) traten für die anderen Paarvergleiche signifikante Unterschiede auf (REZ-AN: $Z = -3,83$; $p < 0,001$; LN-AN: $Z = -4,413$; $p < 0,001$). Auch bei Analyse mit einer Zeitkonstante τ von 5 ms wies der H-Test nach Kruskal und Wallis einen signifikanten Anstieg der intrinsischen Distanz mit steigender Verarbeitungsebene aus ($\chi^2 = 34,13$; $p < 0,001$). In diesem Fall ergaben sich für alle Paarvergleiche signifikante Unterschiede (REZ-LN: $Z = -2,95$; $p < 0,01$; REZ-AN: $Z = -4,95$; $p < 0,001$; LN-AN: $Z = -4,31$; $p < 0,001$; Mann-Whitney post hoc, zweiseitig).

Bei einer zeitlichen Auflösung von 10 ms ließ sich erneut ein Anstieg der intrinsischen Variabilität von Rezeptoren hin zu aufsteigenden Neuronen erkennen ($\chi^2 = 26,9$; $p < 0,001$; Kruskal-Wallis-Test). Auch für diese zeitliche Auflösung ergab sich ein signifikanter Unterschied zwischen allen Verarbeitungsebenen (REZ-LN: $Z = -2,77$; $p = 0,006$; REZ-AN: $Z = -3,31$; $p = 0,001$; LN-AN: $Z = -3,33$; $p = 0,001$).

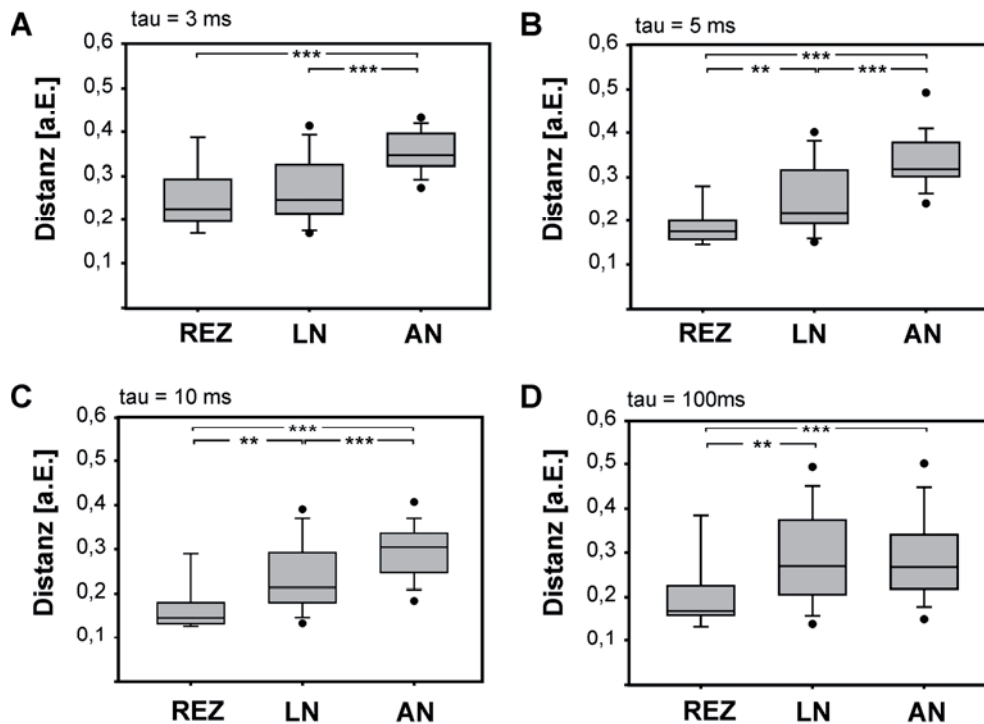


ABBILDUNG 3.22: VERGLEICH DER INTRINSISCHEN DISTANZEN ZWISCHEN DEN DREI UNTERSUCHTEN VERARBEITUNGSEBENEN.

Die intrinsischen Distanzen in Antwort auf den Originalgesang für Rezeptoren ($N = 13$), Lokale Neurone ($N = 42$) und aufsteigende Neurone ($N = 34$). für A) $\tau = 3 \text{ ms}$, B) $\tau = 5 \text{ ms}$, C) $\tau = 10 \text{ ms}$ und D) $\tau = 100 \text{ ms}$. Die Distanzen [arbiträre Einheiten] sind auf der Ordinate, die Verarbeitungsebenen auf der Abszisse aufgetragen. (Auf die Darstellung von Einzelzellen wurde verzichtet; der Vergleich zwischen *C. biguttulus* und *L. migratoria* wird in Kapitel 3.5.2 nachgeholt.)

Wurde die Zeitkonstante auf 100 ms gesetzt, blieb der signifikante Unterschied zwischen den Verarbeitungsebenen bestehen ($\chi^2 = 10,62$; $p = 0,005$; Kruskal-Wallis-Test). Während die Rezeptoren signifikant geringere intrinsische Distanzen aufwiesen als die lokalen und aufsteigenden Interneurone (REZ-LN: $Z = -2,77$; $p = 0,006$ REZ-AN: $Z = -3,31$; $p = 0,001$) war der Unterschied zwischen lokalen und aufsteigenden Interneuronen allerdings nicht signifikant (LN-AN: $Z = -0,26$; $p = 0,798$). Unterschiede im zeitlichen Auftreten von Spikes, welche bei einer Zeitkonstante von 10ms noch aufgelöst werden konnten und zu höheren Distanzwerten bei den aufsteigenden Neuronen geführt hatten, wurden bei einer Zeitkonstante von 100ms nicht mehr aufgelöst.

Wie in Kapitel 3.2 bereits beschrieben wurde, unterscheiden sich die Zellen einzelner Verarbeitungsebenen in ihrer Fähigkeit die Feinstrukturen des Gesangs genau abzubilden. Bei vielen aufsteigenden Interneuronen kam es zunehmend zur Kodierung distinkter Stimulusmerkmale (Krahe et al., 2002), während die exakte Feinstruktur des Gesanges nicht mehr in den Spikeantworten repräsentiert wurde. An den Spiketrains vieler aufsteigender Neuronen war beispielsweise zu beobachten, dass der Silben-Onset relativ präzise abgebildet wurde, während über den weiteren Silbenverlauf Spikes nur noch sporadisch und nicht von Stimuluswiederholung zu -wiederholung reproduzierbar auftraten (Abbildung 3.23A, die Mehrheit der Punkte liegt unterhalb der Diagonale).

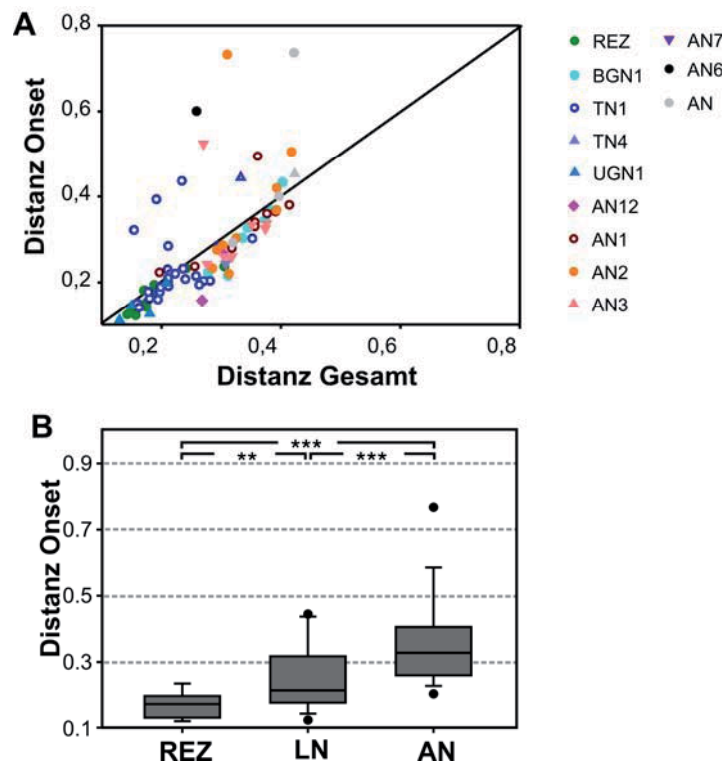


ABBILDUNG 3.23: VERGLEICH DER INTRINSISCHEN DISTANZEN DER ANTWORTEN AUF DEN SILBENBEGINN.

A) Vergleich der intrinsischen Distanzen der Gesamt-Antwort und der Antworten auf den Silben-Onset. B) Intrinsische Distanzen für Rezeptoren (N = 13), lokale Neurone (N = 42) und aufsteigende Neurone (N = 34) für ein τ von 5 ms. Die Distanzverteilungen unterschieden sich signifikant voneinander ($p < 0,001$; H-Test nach Kruskal und Wallis; REZ-LN: $p < 0,03$; REZ-AN: $p < 0,001$; LN-AN $p < 0,001$; Mann-Whitney-U Test).

Falls ein auslesendes Neuron die Spikes einer präsynaptischen Zelle je nach deren zeitlichen Auftreten unterschiedlich gewichtet, könnte die Betrachtung des gesamten Spiketrains für eine Quantifizierung der auf einer bestimmten Verarbeitungsebene vorhandenen Variabilität irreführend sein. Um dennoch zu überprüfen, ob der Unterschied der neuronalen Variabilität zwischen den Verarbeitungsebenen erhalten bleibt wenn man nur jene Spikes betrachtet, welche jeweils den Silbenanfang kodieren, wurde eine zusätzliche Metrik-Analyse durchgeführt, bei welcher nur die ersten 20 ms nach dem Onset jeder Gesangssilbe betrachtet wurden. Die Ergebnisse dieser Analyse sind in Abbildung 3.23B dargestellt. Es kam erneut zu einer klaren Zunahme der intrinsischen Distanz mit steigender Verarbeitungsebene ($\chi^2 = 14,271$; $p < 0,001$; H-Test nach Kruskal und Wallis). Die Rezeptoren zeigten signifikant niedrigere Distanzwerte als die lokalen ($Z = -1,963$; $p = 0,003$; Mann-Whitney post hoc, zweiseitig) und aufsteigenden Neurone ($Z = -0,380$; $p < 0,001$). Der Unterschied zwischen lokalen und aufsteigenden Interneuronen war ebenfalls signifikant ($Z = -2,618$; $p < 0,001$). Die höhere intrinsische Variabilität aufsteigender Interneurone ist also nicht alleine dadurch erklärbar, dass nur bestimmte Stimulus Merkmale präzise beantwortet wurden und der Rest der Antwort den Hauptanteil der intrinsischen Variabilität ausmacht. Auch wenn nur die Antwort auf den Silbenanfang betrachtet wurde, ist die Variabilität der aufsteigenden Interneuronen größer als die der vorangegangenen Verarbeitungsebenen.

Spikezeitpunkt-Jitter und Spikezahl-Unterschiede - Zwei verschiedene Formen intrinsischer Variabilität

Anhand der verwendeten Spiketrain-Metrik ließ sich, sofern eine entsprechende zeitliche Auflösung gewählt wurde, die gesamte Antwortvariabilität eines Neurons und des diesem vorgeschalteten Verarbeitungsweges erfassen. Die Variabilität einer Zelle kann sich allerdings auf zwei verschiedene Arten auf die Spikeantwort auswirken. Die Variabilität, die sich aufgrund einer Ungenauigkeit in der *zeitlichen Abfolge* der Spikes von Stimuluswiederholung zu –wiederholung ergibt bezeichnet man generell als *Jitter*. Es kann aber auch die *Anzahl der Spikes* in Antwort auf einen Stimulus variieren. In dieser Spikezahl-Variabilität spiegelt sich die *Antwort-Verlässlichkeit* eines Neurons wider.

Anhand eines minimalen Jitter Maßes wurde die zeitliche Präzision der einzelnen Zellen bestimmt. Hierfür wurde für jeden auftretenden Spike eines Trials der jeweils nächstgelegene Spike in den restlichen Trials ermittelt, wobei der zeitliche Abstand zwischen dem jeweiligen Spike Paar das mediane Interspike Intervall der untersuchten Zelle nicht überschreiten durfte. Der Jitter berechnete sich danach aus der mittleren Standardabweichung aller Spike-Gruppierungen (siehe Material und Methoden). In Abbildung 3.24A sind die Jitter-Werte, welche aus den Antworten auf den Originalgesang hervorgingen, getrennt für die drei Verarbeitungsebenen dargestellt. Ähnlich der Analyse der intrinsischen Distanzwerte ergab sich auch hier ein signifikanter Anstieg des Jitters von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen ($\chi^2 = 32,43$; $p < 0,001$; H-Test nach Kruskal und Wallis). Der mediane Jitter der Rezeptoren und lokalen Interneuronen betrug 1,04 ms (Minimum = 0,62 ms) bzw. 1,89 ms (Minimum = 0,51 ms); jener der aufsteigenden Interneurone war mit 10,55 ms bedeutend höher (Minimum = 2,355). Die Paarvergleiche anhand des Mann-Whitney-U-Tests ergaben signifikante Unterschiede zwischen allen Verarbeitungsebenen (REZ-LN: $Z = -2,219$; $p = 0,026$; REZ-AN: $Z = -4,940$; $p < 0,001$; LN-AN: $Z = -4,392$; $p < 0,001$). Diese Ergebnisse zeigen, dass auch die Betrachtung der zeitlichen Variabilität eine Zunahme mit steigender Verarbeitungsebene ergab.

Neben der zeitlichen Variabilität könnte auch die Verlässlichkeit der neuronalen Antworten wichtig für die Repräsentation eines Stimulus sein. Diese Verlässlichkeit wurde anhand des Fano Faktors quantifiziert, welcher mittels der neuronalen Antworten auf den Originalgesang bestimmt wurde (siehe Material und Methoden). Die ABBILDUNG 3.24B zeigt die Verteilung der Fano Faktoren für die untersuchten Verarbeitungsebenen. Die medianen Fano Faktoren betrugen 0,147 für Rezeptoren, 0,349 für lokale und 0,358 für aufsteigende Interneurone ($\chi^2 = 13,481$; $p = 0,001$; H-Test nach Kruskal und Wallis). Die Verlässlichkeit der neuronalen Antworten nahm somit von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen ab (REZ-LN: $Z = -3,051$; $p = 0,002$; REZ-AN: $Z = -3,544$; $p < 0,0001$, Mann-Whitney-U-Test). Der Unterschied zwischen lokalen und aufsteigenden Neuronen war allerdings nicht signifikant (LN-AN: $Z = -1,081$; $p = 0,280$). Dieses Ergebnis stimmt sehr gut mit der Spike-Metrik Analyse überein, für welche die Zeitkonstante auf 100 ms gesetzt wurde, wodurch hauptsächlich Ratenunterschiede jedoch nicht mehr feine zeitliche Unterschiede in den Spiketrains aufgelöst wurden (siehe ABBILDUNG 3.22D).

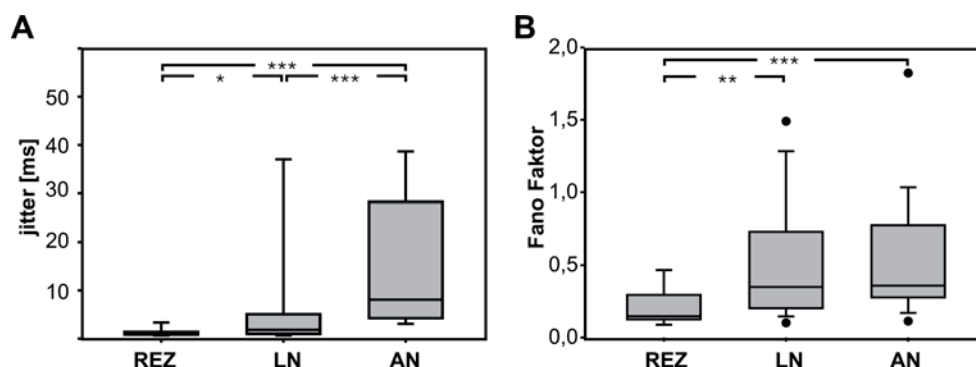


ABBILDUNG 3.24: VERGLEICH DER ZEITLICHEN PRÄZISION UND DER ANTWORTVERLÄSSLICHKEIT.

A) Jitter (Ordinate) in Antwort auf den Originalgesang für Rezeptoren (N = 13), lokale Neurone (N = 42) und aufsteigende Neurone (N = 34). B) Fano Faktor in Antwort auf den Originalgesang für Rezeptoren (N = 13), lokale Neurone (N = 42) und aufsteigende Neurone (N = 34). Der Fano Faktor ist auf der Ordinate, die Verarbeitungsebenen auf der Abszisse aufgetragen. Signifikante Unterschiede sind durch Sternchen gekennzeichnet, für Signifikanzniveaus siehe Text.

Abhängigkeit der intrinsischen Variabilität von der Feuerrate

In früheren Studien konnte eine negative Korrelation zwischen der Variabilität der Spikeantworten und der Feuerrate nachgewiesen werden. Dieses Phänomen ist vermutlich auf den regulierenden Effekt der Refraktärzeit zurückzuführen (Berry und Meister, 1998; Kara et al., 2000; Vogel et al., 2005). Da es von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen zu einer signifikanten Abnahme der Feuerrate kam (siehe Abbildung 2.4), liegt die Vermutung nahe, dass der regulierende Einfluss der Refraktärzeit auf die Variabilität mit steigender Verarbeitungsebene abnimmt. Diese Vermutung ist vor allem deshalb plausibel, da keine starken Unterschiede der Refraktärzeit zwischen den Verarbeitungsebenen nachgewiesen werden konnten (Vogel und Ronacher, 2007).

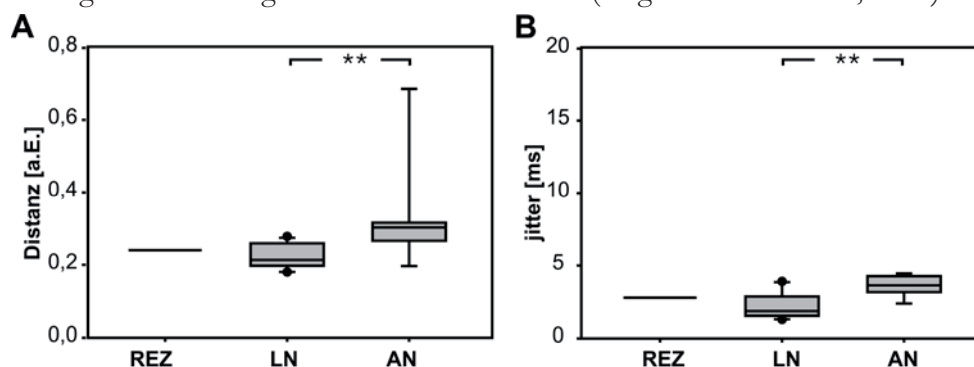


ABBILDUNG 3.25: VERGLEICH DER ZEITLICHEN PRÄZISION FÜR ZELLEN MIT ÄHNLICHEN FEUERRATEN.

In diese Auswertung gingen nur Antworten von Zellen ein, deren mittlere Feuerrate zwischen 50 und 100 Hz lag; Rezeptoren (N = 2), lokale Neurone (N = 14) und aufsteigende Neurone (N = 9). A) auf der Abszisse sind die drei untersuchten Verarbeitungsebenen aufgetragen, die Ordinate zeigt die intrinsische Distanz. B) die Ordinate zeigt den jitter. Signifikante Unterschiede sind durch Sternchen gekennzeichnet, für Signifikanzniveaus siehe Text.

Aus diesem Grund wurde in Abbildung 3.25A bzw. B die intrinsische Distanz bzw. der Jitter für Zellen verglichen, welche annähernd dieselbe Feuerrate (50-100 Hz) aufwiesen.

Auf Ebene der Rezeptoren konnten durch diese Restriktion nur zwei Exemplare in die Analyse eingehen, wodurch ein statistischer Vergleich mit den anderen Verarbeitungsebenen nicht möglich war. Der signifikante Unterschied zwischen lokalen und aufsteigenden Interneuronen blieb aber auch für Exemplare mit annähernd gleicher Feuerrate erhalten (intrinsische Distanzen: $p = 0,003$; jitter: $p = 0,002$; Mann-Whitney-U-Test).

Auch für den Fano Faktor ließ sich bislang nicht ausschließen, dass die signifikante Zunahme auf die Ratenunterschiede zwischen den Verarbeitungsebenen zurückzuführen ist. Um diese Möglichkeit zu überprüfen, wurde über die Antworten auf den Originalgesang in 10 ms Schritten ein 20 ms breites Fenster geschoben, in welchem dann jeweils die Spikezahl berechnet wurde. Somit konnten für 119 Zeitfenster (1200 ms Stimulusdauer) die mittleren Spikezahlen und Varianzen über die zehn neuronalen Antworten berechnet werden. Diese wurden in Abbildung 3.26 getrennt für Rezeptoren, lokale und aufsteigende Interneurone aufgetragen. Wären die Spikezeitpunkte Poisson-verteilt, sollte die Varianz der Feuerrate gleich dem Mittelwert sein (Fano Faktor = 1, siehe Diagonale in Teilabbildungen A-C); Werte > 1 sind aber durchaus auch möglich (Berry et al., 1997; Kara et al., 2000). Für alle drei Verarbeitungsstufen ergaben sich für die Mehrheit der 20 ms Zeitfenster allerdings Varianzen unterhalb der mittleren Spikezahl, oftmals wurde sogar die minimal mögliche Varianz erreicht. Diese minimale Varianz resultiert daraus, dass das Auftreten eines Spikes ein diskretes Ereignis ist. Bei einer mittleren Feuerrate von z.B. 0,5 Spikes wird bei zehn Stimulus-Wiederholungen die minimale Varianz ($=0,2778$) dann erreicht, wenn in der Hälfte der Wiederholungen ein Spike, in der anderen Hälfte kein Spike vorliegt.

In Abbildung 3.26D wurden erneut die mittleren Fano Faktoren verglichen, wobei diesmal nur jene Zeitfenster in die Analyse miteinbezogen wurden, deren mittlere Feuerrate zwischen 1 und 2 Spikes lag, wodurch die Feuerraten zwischen den Verarbeitungsebenen mehr oder weniger konstant gehalten wurden (50-100 Hz). Da diese Analyse keine signifikanten Unterschiede zwischen den Verarbeitungsebenen ergab, kann postuliert werden, dass die signifikanten Unterschiede der Fano Faktoren zwischen Rezeptoren und lokalen bzw. aufsteigenden Interneuronen (Abbildung 3.24) vor allem auf Ratenunterschiede zurückzuführen sind.

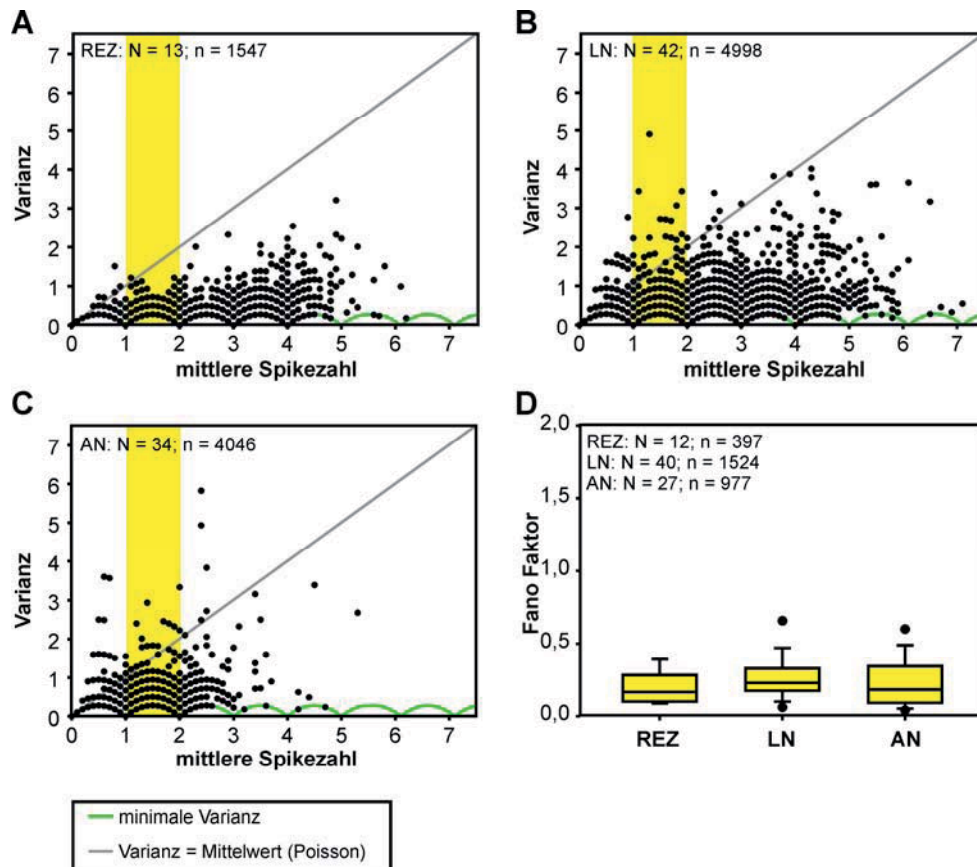


ABBILDUNG 3.26: ABHÄNGIGKEIT DER VARIANZ DER FEUERRATE VON DER MITTLEREN SPIKEZAHL.

A) Rezeptoren, B) lokale Interneurone und C) aufsteigende Interneurone. Die einzelnen Punkte ergeben sich aus der Varianz zur mittleren Spikezahl in einem 20 ms Zeitfenster welches in 10 ms Schritten über die Antworten auf den Originalgesang geschoben wurde. Antworten mit poisson verteilten Spikezeitpunkten müssten auf die graue diagonale Linie fallen. Die Datenpunkte liegen allerdings mehrheitlich unterhalb der Diagonalen und erreichen oftmals die minimal mögliche Varianz (grüne Linie). D) Wurden für die Berechnung der mittleren Fano Faktoren nur jene Zeitfenster mit mittleren Spikezahlen zwischen eins und zwei verglichen was einer mittleren Feuerrate zwischen 50 und 100 Hz entspricht, verschwindet der signifikante Unterschied zwischen Rezeptoren und lokalen bzw. aufsteigenden Interneuronen ($\chi^2 = 3,703$; $p = 0,157$; Kruskal-Wallis-Test).

3.3.2 Abhängigkeit der intrinsischen Variabilität von den Stimulus-Eigenschaften

Die Variabilität der Antworten eines Neurons kann einerseits als Eigenschaft der Zelle bzw. des dieser vorgeschalteten Verarbeitungsweges angesehen werden, andererseits könnte das Ausmaß der Variabilität auch von Stimulusparametern abhängen (de Ruyter van Steveninck et al., 1997; Rokem et al., 2006; Schreiber et al., 2009; Warzecha et al., 2000).

Die in der vorliegenden Arbeit verwendeten Stimulusklassen eignen sich gut für die Untersuchung dieser Fragestellung. Durch die Degradation eines Weibchengesanges wurde ein attraktiver, für *Chorthippus biguttulus* relevanter Stimulus sukzessive in einen nicht mehr attraktiven Stimulus überführt. Dafür wurden sechs verschiedene Degradationsbänder verwendet, deren Frequenzbereich unterschiedlich stark mit den Frequenzkomponenten der Umhüllenden des Originalgesangs überlappte. Wäre die neuronale Kodierung spezifisch an die verhaltensrelevanten Amplitudenmodulationen angepasst, läge die

Vermutung nahe, dass es durch die Signaldegradation auch zu einer Zunahme der neuronalen Variabilität kommt. Des Weiteren wäre zu vermuten, dass das Ausmaß der Variabilitätszunahme abhängig vom jeweiligen Degradationsband sein sollte. Ob die soeben angeführten Punkte tatsächlich zutreffen, soll im Folgenden durch Anwendung der bereits vorgestellten Spiketrain-Metrik untersucht werden. Der Vergleich des minimalen Jitters und des Fano Faktors über die Population der getesteten Zellen ist im Anhang dargestellt (siehe Kapitel A)D)).

Intrinsische Distanzen

In Abbildung 3.21B wurde bereits exemplarisch für drei Beispielzellen gezeigt, dass die Abhängigkeit zwischen intrinsischer Variabilität und Stimulustyp (bzw. Degradationsstufe) relativ gering zu sein schien. Nur für das AN12 kam es zu einem markanten Anstieg der intrinsischen Variabilität mit zunehmender Signaldegradation. Um diese Beobachtungen statistisch zu quantifizieren, wurde eine Monte-Carlo-Analyse des Wilcoxon-Tests durchgeführt (siehe auch Kapitel 3.2). Dabei wurde getestet, ob sich die Verteilung intrinsischer Distanzen in Antwort auf den Originalgesang signifikant von den Antworten auf den stufenweise degradierten Gesang unterscheidet.

Die Ergebnisse dieser Analyse sind in Abbildung 3.27 zusammengefasst. Abbildung 3.27A zeigt die detaillierten Ergebnisse für das 0-1000 Hz Degradationsband; die drei untersuchten Verarbeitungsebenen sind untereinander in drei separaten Graphen dargestellt. Die grauen bzw. schwarzen Balken zeigen die prozentualen Häufigkeiten jener Zellen, für welche die intrinsischen Distanzen in Antwort auf den Originalgesang (degradierten Gesang) signifikant geringer bzw. höher waren. Die weißen Balken zeigen den Anteil der Zellen, für welche der Unterschied zwischen den intrinsischen Distanzen nicht signifikant war. Die Zahl der Zellen, für welche signifikante Unterschiede auftraten, stieg kontinuierlich mit der Degradationsstufe an, lag allerdings für alle Verarbeitungsebenen unter 25%. Mehrheitlich traten signifikante Unterschiede dahingehend auf, dass die intrinsischen Distanzen in Antwort auf den Originalgesang geringer waren als für den verrauschten Gesang.

In ABBILDUNG 3.27B ist für alle getesteten Degradationsbänder die Anzahl der Zellen in zusammengefasst, für welche ein signifikanter Unterschied zwischen dem Originalgesang und dem mit 9dB degradierten Gesang auftrat. Die drei untersuchten Verarbeitungsebenen sind wiederum einzeln in drei Graphen dargestellt. Nur in einem Fall lag der Anteil an Zellen, für welche ein signifikanter Unterschied in der intrinsischen Distanz ermittelt werden konnte über 50% (Rezeptoren bei 0-1000 Hz notch; für das 200-750 Hz Degradationsband konnte auf Ebene der aufsteigenden Interneurone nur eine Zelle getestet werden). Falls signifikante Unterschiede auftraten, war die Variabilität in Antwort auf den Originalgesang mehrheitlich kleiner (Ausnahmen: LNs bei 0-1000 Hz notch, ANs bei 0-100 Hz). Die Auswirkungen der verschiedenen Frequenzbänder konnten sehr unterschiedlich sein, sie verhielten sich jedoch nicht für alle drei Verarbeitungsebenen gleich.

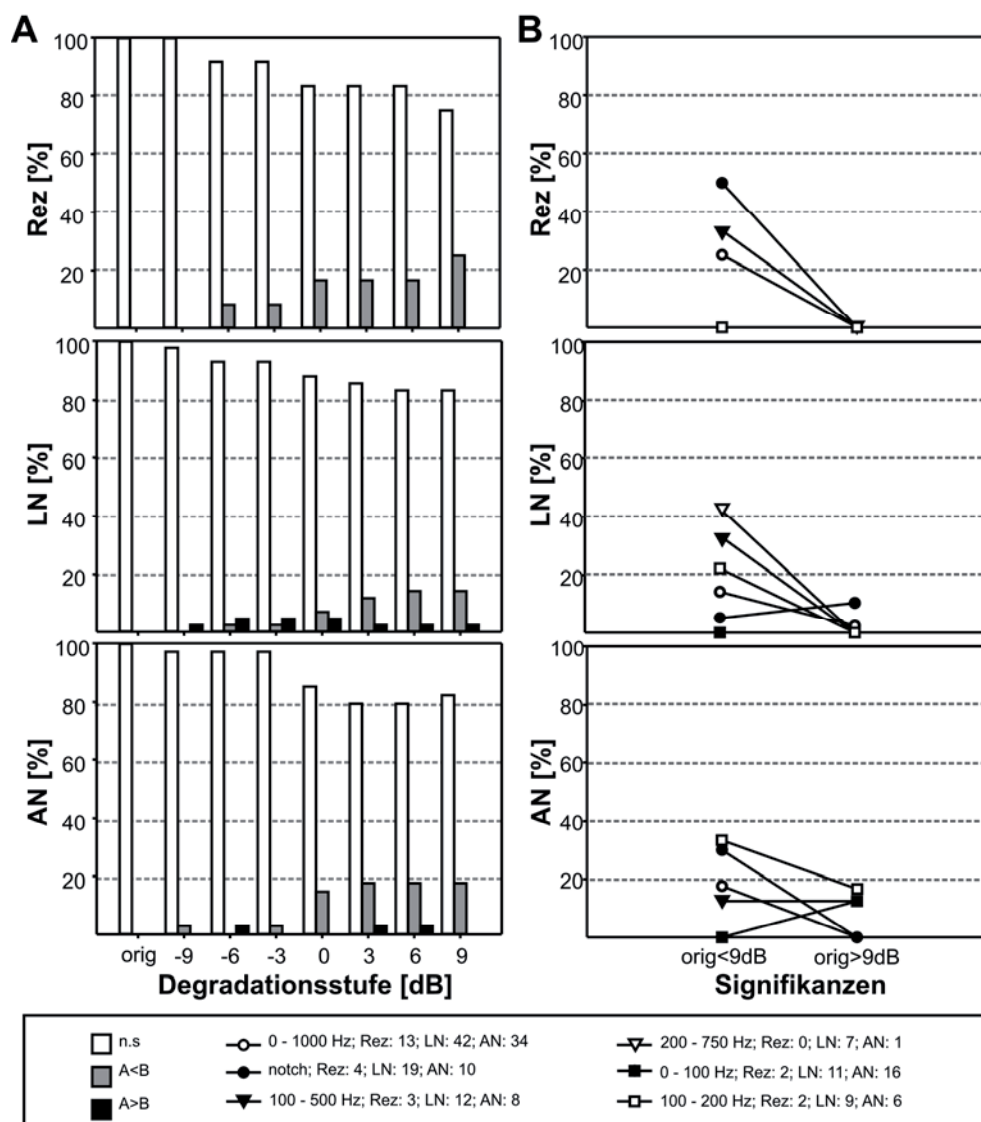


ABBILDUNG 3.27: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DER INTRINSISCHEN DISTANZEN - EINZELZELLVERGLEICH.

A) Zusammenfassung der Paarvergleiche zwischen der intrinsischen Variabilität in Antwort auf den Originalgesang und den einzelnen Degradationsstufen (0-1000 Hz, Abszisse). Auf der Ordinate ist die Anzahl der Zellen in Prozent aufgetragen, die weißen Balken stellen Zellen dar, für die es keinen signifikanten Unterschied zur intrinsischen Variabilität in Antwort auf den Originalgesang gab. Graue Balken zeigen Zellen, welche signifikant geringere, schwarze Balken Zellen, welche signifikant höhere intrinsische Distanzen in Antwort auf den Originalgesang hatten (95 Perzentil der p-Wert Verteilung $< 0,05$). Die drei untersuchten Verarbeitungsebenen sind in getrennten Graphen dargestellt: Rezeptoren (N = 13; oberster Graph), lokale Interneurone (N = 42; mittlerer Graph), aufsteigende Interneurone (N = 34; unterster Graph). B) Zusammenfassung der signifikant unterschiedlichen intrinsischen Distanzen in Antwort auf den Originalgesang und den bei 9 dB degradierten Gesang. Die getesteten Degradationsbänder sind mit verschiedenen Symbolen (siehe Legende); die Verarbeitungsebenen in getrennten Graphen dargestellt: Rezeptoren (oberster Graph), lokale Interneurone (mittlerer Graph), aufsteigende Interneurone (unterster Graph). Stichprobengrößen siehe Legende.

Das 0-1000 Hz notch Degradationsband führte bei 50% der Rezeptoren zu einem signifikanten Anstieg der intrinsischen Distanzen, wirkte sich auf Ebene der lokalen und aufsteigenden Interneurone jedoch weniger stark aus. Die Bänder 0-1000 Hz und 100-500 Hz nahmen für alle Verarbeitungsebenen eine intermediäre Stellung ein (15-33% der

Zellen). Das 0-100 Hz Rauschband schien bei keiner der drei Verarbeitungsebenen zu einer Steigerung der intrinsischen Variabilität zu führen. Bei 12,5% der aufsteigenden Interneurone führte die Signaldegradation sogar zu einer höheren neuronalen Präzision. Für das 100-200 Hz Rauschband kam es durch die Signaldegradation ebenfalls mehrheitlich zu einer Zunahme der Variabilität. Auch hier ließen sich die signifikanten Unterschiede nicht bestimmten Zelltypen zuordnen.

Diese Ergebnisse machen deutlich, dass es auf *Einzelzelebene* nur für wenige Zellen einen signifikanten Unterschied der intrinsischen Variabilität in Antwort auf den Originalgesang und der jeweils höchsten Degradationsstufe und somit nur eine geringe Abhängigkeit der Variabilität von den Stimuluseigenschaften gab.

Der statistische Vergleich der mittleren intrinsischen Distanzen über die *Population der getesteten Zellen* der drei Verarbeitungsebenen ergab allerdings ein anderes Bild. In ABBILDUNG 3.28 sind die Häufigkeitsverteilungen der ‚9dB/orig‘-Ratios zusammengefasst. Die drei Verarbeitungsebenen sind nebeneinander, die getesteten Degradationsbänder untereinander dargestellt. Für das 0-1000 Hz Degradationsband waren die intrinsischen Distanzen in Antwort auf den Originalgesang für alle drei Verarbeitungsebenen signifikant geringer (Ratio>1).

Für das 0-1000 Hz Degradationsband mit notch traf dies nur für die Rezeptoren und aufsteigenden Interneurone zu, wobei auch die lokalen Interneurone mehrheitlich ebenfalls geringere intrinsische Distanzen in Antwort auf den Originalgesang aufwiesen. Sehr ähnliche Effekte traten auch bei den übrigen Degradationsbändern auf – die Ratios waren im Mittel >1 und somit die Antworten auf den degradierten Stimulus variabler als die Antworten auf den Originalgesang. Die Unterschiede waren aber nur teilweise signifikant, wobei darauf hingewiesen werden muss, dass vor allem auf Ebene der Rezeptoren oftmals nur sehr wenige Exemplare untersucht wurden. Das 0-100 Hz Degradationsband bildete hierbei wiederum eine Ausnahme: Auf Ebene der lokalen Interneurone lagen die mittleren Distanzverhältnisse für alle untersuchten Zellen im Mittel um 1, auf Ebene der aufsteigenden Interneurone signifikant <1. Für die aufsteigenden Neurone kam es durch die Signaldegradation mit 0-100 Hz somit zu einer signifikanten Abnahme der Variabilität.

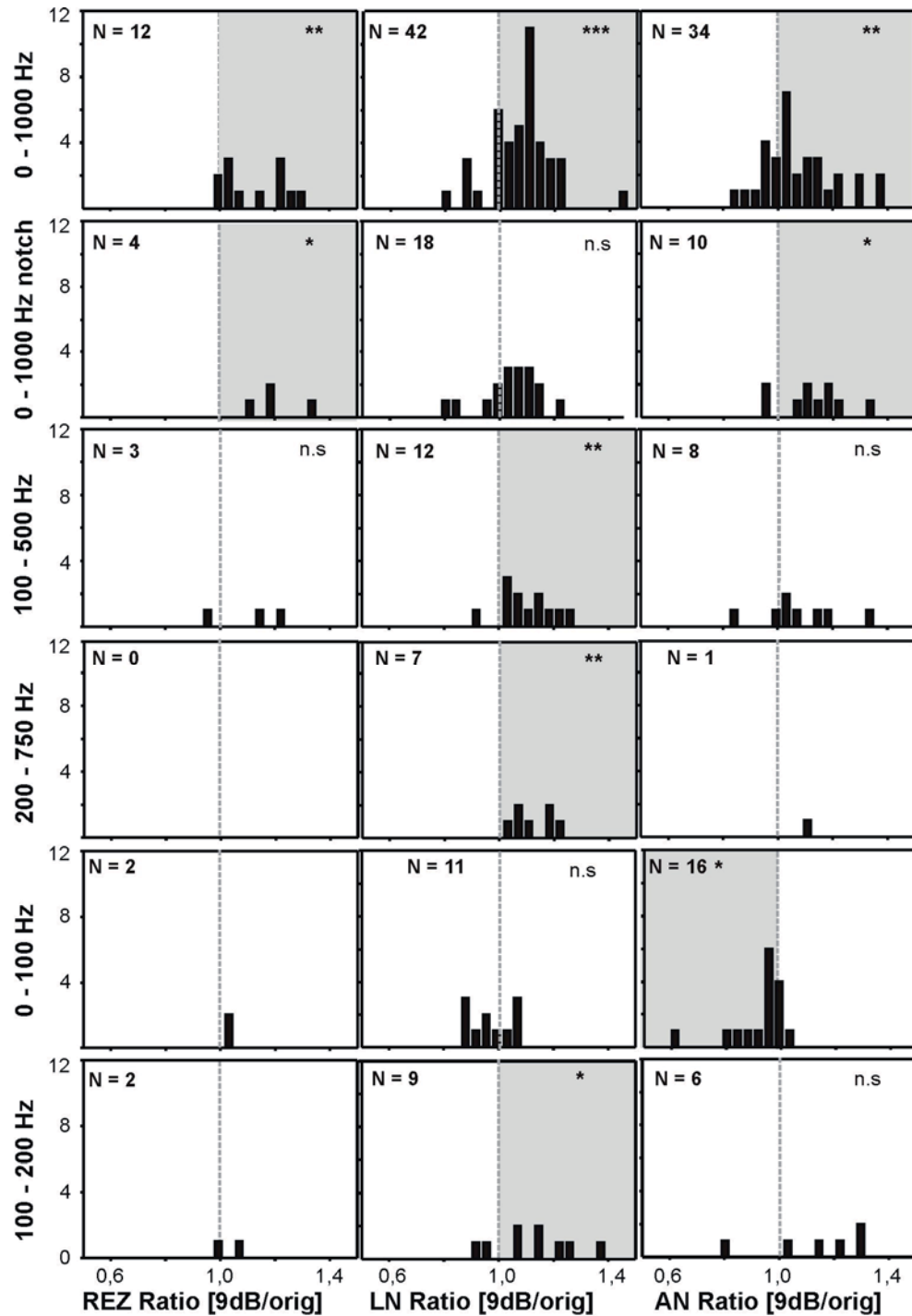


ABBILDUNG 3.28: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DER INTRINSISCHEN DISTANZEN - POPULATIONSVERGLEICH.

Die einzelnen Verarbeitungsebenen sind jeweils in drei separaten Graphen, die verschiedenen Degradationsbänder in Reihen dargestellt. Auf der Abszisse ist das Verhältnis der intrinsischen Distanz bei 9dB Signaldegradation zur intrinsischen Distanz beim Originalgesang aufgetragen – Werte >1 zeigen also einen Anstieg der intrinsischen Distanz. Die Ordinate stellt die Anzahl der getesteten Zellen dar. 0-1000 Hz: REZ: $p = 0,004$; LN: $p < 0,001$; AN: $p = 0,001$; 0-1000 Hz notch: REZ: $p = 0,068$; LN: $p = 0,035$; AN: $p = 0,013$; 100-500 Hz: REZ: $p = 0,285$; LN: $p < 0,010$; AN: $p = 0,161$; 200-750 Hz: LN: $p = 0,018$; 0-100 Hz: REZ: $p = 0,180$; LN: $p = 0,280$; AN: $p = 0,004$; 100-200 Hz: REZ: $p = 0,655$; LN: $p < 0,021$; AN: $p = 0,116$

Zusammenfassung

Anhand von drei verschiedenen Variabilitätsmaßen wurde die „trial to trial“ Variabilität auditorischer Neurone untersucht. Die Spike-Metrik-Analyse ergab, dass die Gesamtvariabilität mit zunehmender Verarbeitungsstufe signifikant anstieg. Diese Zunahme blieb auch bei getrennter Betrachtung der zeitlichen Präzision und der Antwortverlässlichkeit erhalten. Während die höhere Antwortverlässlichkeit auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone vor allem auf die höhere Feuerrate dieser Verarbeitungsebenen zurückzuführen war, blieben die signifikante Zunahme der intrinsischen Distanz und der zeitlichen Ungenauigkeit bei Vergleich von Zellen mit ähnlichen Feuerraten erhalten.

Der Einzelzell-Vergleich der neuronalen Variabilität in Antwort auf den Originalgesang und den mit 9 dB degradierten Gesang ergab für die Mehrheit der Zellen keine signifikanten Unterschiede. Wurde für den Stimulusvergleich jedoch die gesamte Population der Zellen herangezogen, die für eine Verarbeitungsebene untersucht wurde, ergab sich für jene Degradationsbänder, welche auch höhere (>100 Hz) Modulationsfrequenzen enthielten, für den degradierten Gesang mehrheitlich eine Zunahme der intrinsischen Variabilität.

3.4 Vergleich zwischen Neurophysiologie und Verhalten

Wie bereits in Kapitel 3.2.1 beschrieben wurde, unterschieden sich die untersuchten Neurone in ihrer Rauschtoleranz, wobei die Schlüsselmerkmale des Gesanges bis zu einer bestimmten Degradationsstufe repräsentiert werden konnten. Auf Grundlage dieser Veränderungen der neuronalen Repräsentation sollte nun mit zwei verschiedenen Verfahren versucht werden, eine neuronale kritische Degradationsstufe (nkDS) zu bestimmen, welche mit den Verhaltensschwellen verglichen wurde. Diese Analyse wurde nur auf jene Daten angewendet, welche durch Stimulation mit dem Degradationsband 0-1000 Hz erhoben wurden, da nur für dieses Rauschband für alle Verarbeitungsebenen eine ausreichende Anzahl an Exemplaren zur Verfügung stand (siehe Kapitel 4.5).

3.4.1 Ein statistisches Verfahren zur neurometrischen Schwellenbestimmung

Zunächst wurde ein Unterscheidbarkeits-Verfahren angewendet, welches sich von dem überwachten Klassifikationsalgorithmus nach Machens (Machens, 2002) ableitete und wie dieser auf den Spiketrain-Distanzen basierte (siehe Kapitel 2.4.5).

In Abbildung 3.29 sind die Ergebnisse dieser Analyse für das Degradationsband 0-1000 Hz zusammengefasst. Dargestellt sind die prozentualen Häufigkeiten der Zellen (Ordinate), für welche die Antworten auf die degradierten Gesänge (Abszisse) signifikant unterschiedlich von den Antworten auf den Originalgesang waren. Für alle drei Verarbeitungsebenen lässt

sich erkennen, dass mit zunehmender Signaldegradation die Zahl der Zellen anstieg, für welche die Antworten auf den degradierten Gesang zuverlässig von den Antworten auf den Originalgesang unterschieden werden konnten.

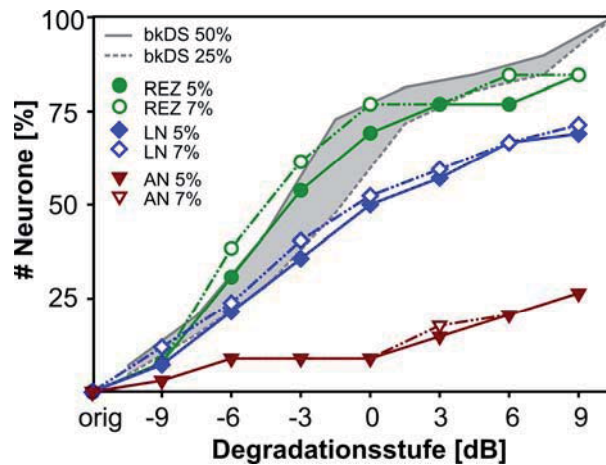


ABBILDUNG 3.29: ZUSAMMENFASSUNG DER UNTERSCHIEDBARKEIT ZWISCHEN INTRINSISCHEN UND EXTRINSISCHEN DISTANZEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER DEGRADATIONSSTUFE.

Die Ordinate zeigt die prozentuale Häufigkeit der Zellen für welche die Distanzverteilungen in Antwort auf eine Degradationsstufe (Abszisse) mit einer Genauigkeit von mindestens 95% (geschlossene Symbole) bzw. 93% (offene Symbole) unterscheidbar waren. Die Ergebnisse sind für die drei Verarbeitungsebenen jeweils getrennt dargestellt (siehe Inset). Der grau hinterlegte Bereich zeigt zum Vergleich die kumulativen Häufigkeiten der bkDS (durchgezogene Linie = Schwelle von 50%, gestrichelte Linie = Schwelle von 25%). N = 11 (REZ), 42 (LN), 34 (AN)

Die Wahl der Schwelle (95% korrekt oder 93% korrekt; siehe Kapitel 2.4.5) wirkte sich kaum unterschiedlich auf die Form der Häufigkeitskurven aus. Auf Ebene der Rezeptoren kam es schon nach -9 dB zu einem deutlichen Anstieg der signifikanten Unterschiede, wobei die Kurve ab 0 dB wieder abflachte. Diese Ergebnisse stimmen sehr gut mit den kumulativen Häufigkeiten der Verhaltensdaten bei einer Schwelle von 50% überein. Für die lokalen Interneurone kam es ebenfalls schon nach -9 dB zu einem gleichmäßigen Anstieg der signifikanten Unterschiede, wobei die Kurve jedoch flacher ausfiel als bei den Rezeptoren und auch insgesamt für einen geringeren Prozentsatz der Zellen eine korrekte Zuordnung zur Rauschkategorie möglich war.

Bei -4,5 dB erreichten 50% der Rezeptoren, bei 0 dB 50% der lokalen Interneurone die neurometrische Schwelle. Im Gegensatz dazu erreichten auf Ebene der aufsteigenden Neurone selbst bei der höchsten Degradationsstufe nur 26,5% der Zellen einen signifikanten Unterschied. Diese Zellen waren mit einem AN1, drei AN2, zwei AN3, zwei AN12 und einem AN7 nicht auf Exemplare eines spezifischen Zelltyps beschränkt. Dieser Unterschied zwischen den Verarbeitungsebenen stimmt gut mit der Abnahme der Anstiegsteilheiten der Distanzkurven von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen überein, welche in Kapitel 3.2.1 bereits beschrieben wurde (siehe ABBILDUNG 3.11). Je steiler die Distanzkurve, umso früher wird (bei ähnlicher Varianz) ein signifikanter Unterschied zwischen intrinsischer Variabilität und extrinsischer Variabilität auftreten. Für die Mehrheit der aufsteigenden Neurone waren die Distanzkurven allerdings so flach (d.h. die Überlappung der intrinsischen Distanzverteilung

mit den extrinsischen Distanzverteilungen so groß), dass kein signifikanter Unterschied ermittelt werden konnte.

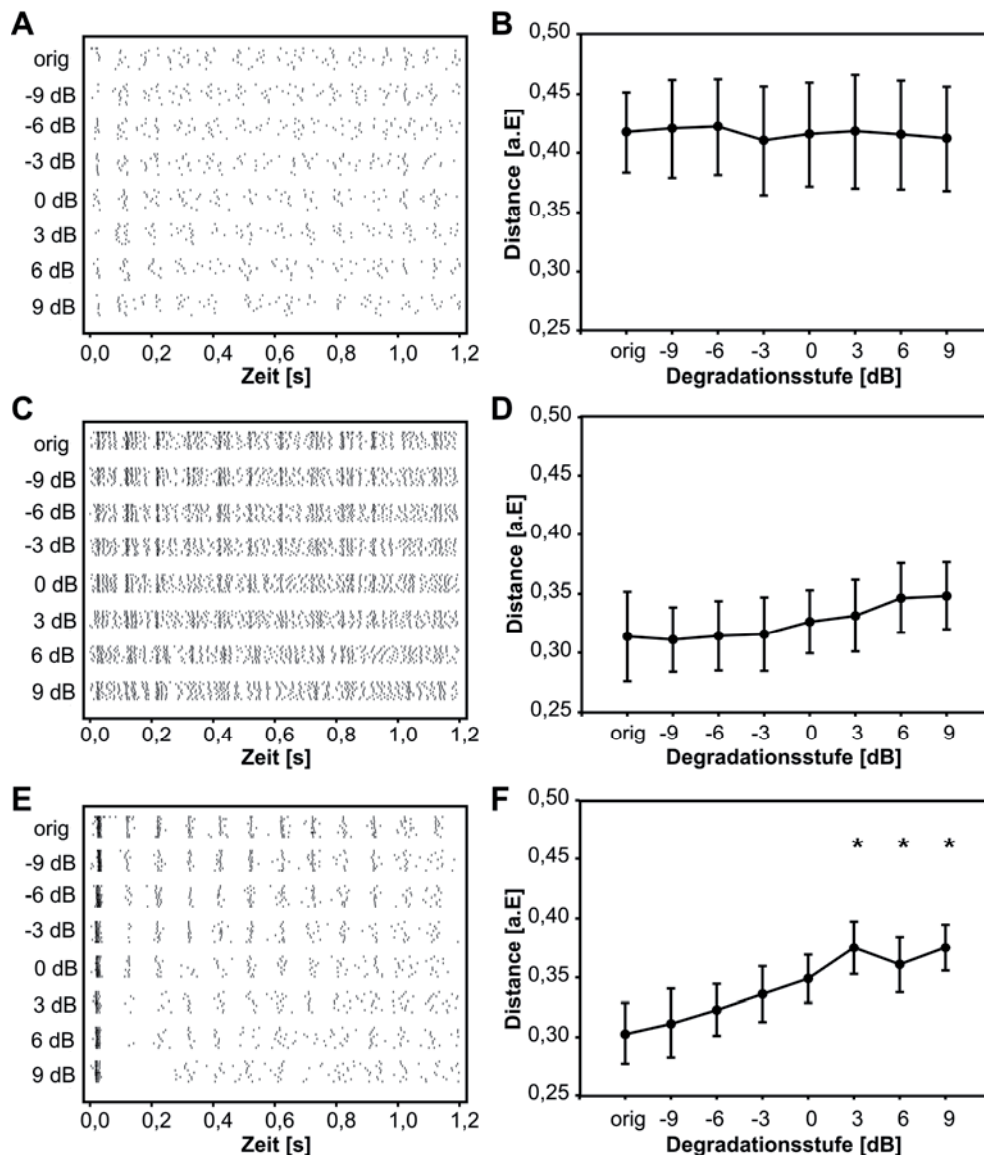


ABBILDUNG 3.30: DIE UNTERSCHIEDBARKEIT ZWISCHEN INTRINSISCHEN UND EXTRINSISCHEN DISTANZEN AM BEISPIEL VON DREI AUFSTIEGENDEN INTERNEURONEN.

Die Spikeantworten auf den mit 0-1000 Hz degradierten Originalgesang für ein A) AN2; C) AN3 und E) AN12. Es sind Antworten auf 10 Wiederholungen jeder Degradationsstufe dargestellt. Die Spiketrains sind nach steigender Degradationsstufe von oben nach unten angeordnet. Die Graphen auf der rechten Seite zeigen die ratennormierten mittleren Distanzen zwischen Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang und Spiketrains des degradierten Gesanges sind für das B) AN2; D) AN3 und F) AN12. Auf der Abszisse ist die Degradationsstufe in dB (Rauschen zu Signal Verhältnis) aufgetragen; „orig“ markiert den Originalgesang. Die Ordinate zeigt die Distanz in arbiträren Einheiten.

Zwei Beispiele hierfür sind in ABBILDUNG 3.30 dargestellt. Die Teilabbildung A zeigt den Spikerasterplot eines AN2. Diese Zelle zeichnete sich durch eine relativ unpräzise Abbildung der Silben-Pausen-Struktur aus, welche allerdings bis zur höchsten Degradationsstufe erhalten blieb. Aus diesem Grund kam es für diese Zelle auch zu keinem

Anstieg der extrinsischen Distanz; die intrinsische Variabilität war bereits für den nicht degradierten Gesang sehr hoch (ABBILDUNG 3.30B). Ein ähnliches Bild ergab sich für das AN3 (ABBILDUNG 3.30C+D). Diese Zelle zeigte ein tonisches Antwortverhalten, wobei der Beginn einer Silbe sich zumeist auch in einer Erhöhung der Feuerrate widerspiegelte. Auch bei diesem Beispiel ließ sich erkennen, dass das Antwortverhalten über den Verlauf des Gesanges relativ unzuverlässig war, dafür aber über viele Degradationsstufen erhalten blieb. Obwohl für diese Zelle die intrinsische Variabilität wesentlich niedriger war, kam es durch die extrinsische Degradation nur zu einem sehr schwachen Anstieg der Distanzkurve.

Das AN12 in ABBILDUNG 3.30E+F bildete aufgrund seines phasischen Antwortverhaltens vor allem den Silbenbeginn, nicht aber die Feinstruktur der Silbe ab. Dennoch lässt sich am Spikerasterplot für diese Zelle erkennen, dass mit zunehmender Degradation die Signalrepräsentation zusammenbrach. Analog dazu stieg auch die extrinsische Distanz sukzessive an bis ab 3 dB eine Sättigung erreicht wurde. Für diese Zelle konnten die Antworten ab 3 dB verlässlich von den Antworten auf den Originalgesang unterschieden werden.

3.4.2 Ein Clusteralgorithmus zur neurometrischen Schwellenbestimmung

Da die Unterscheidbarkeits-Analyse für wenige aufsteigende Interneuronen signifikante Ergebnisse brachte, wurde zur alternativen Bestimmung eines neuronalen kDS ein unbewachter Clusteralgorithmus (Slonim et al., 2005) angewendet. Ziel dieses Verfahrens war es, die Spiketrains aufgrund ihrer Ähnlichkeiten zueinander in zwei Klassen einzuteilen. Dieser Algorithmus basiert also ebenfalls auf den Spiketrain-Distanzen, wobei allerdings nicht nur die Vergleiche zu den Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang, sondern die gesamte Distanzmatrix zur Klassenbildung herangezogen wird (siehe Kapitel 2.4.5).

Das Verfahren soll anhand der drei Beispielszellen aus Abbildung 3.30 verständlich gemacht werden. In Abbildung 3.31A ist die Distanzmatrix des AN2 dargestellt, für welches anhand der Distanzkurven kein signifikanter Unterschied zwischen extrinsischem und intrinsischem Rauschen ermittelt werden konnte (ABBILDUNG 3.30B). Um die Streuung der Klassenbildung zu bestimmen, wurden in einem iterativen Verfahren (100 Wh.) die Distanzwerte von jeweils 5 Spiketrains pro Degradationsstufe zufällig ausgewählt. Für jede dieser Teilmatrizen wurde die Clusteranalyse durchgeführt. Einer dieser Klassifikationstrials ist in Abbildung 3.31B dargestellt. Auf der Ordinate in Abbildung 3.31B ist die Wahrscheinlichkeit $p(i|C)$ aufgetragen, mit welcher jeder Spiketrain der Klasse des Originalgesangs zugeordnet wurde. Die Wahrscheinlichkeit der Zuordnung der Spiketrains zur Rauschkategorie würde sich genau spiegelbildlich zu den hier aufgetragenen Wahrscheinlichkeiten verhalten. Für dieses Zellbeispiel lag die mittlere Klassifikationswahrscheinlichkeit (rot) mehrheitlich nahe 0,5 und es gab keine klare Unterscheidung zwischen den Antworten auf den Originalgesang und die Rauschklassen.

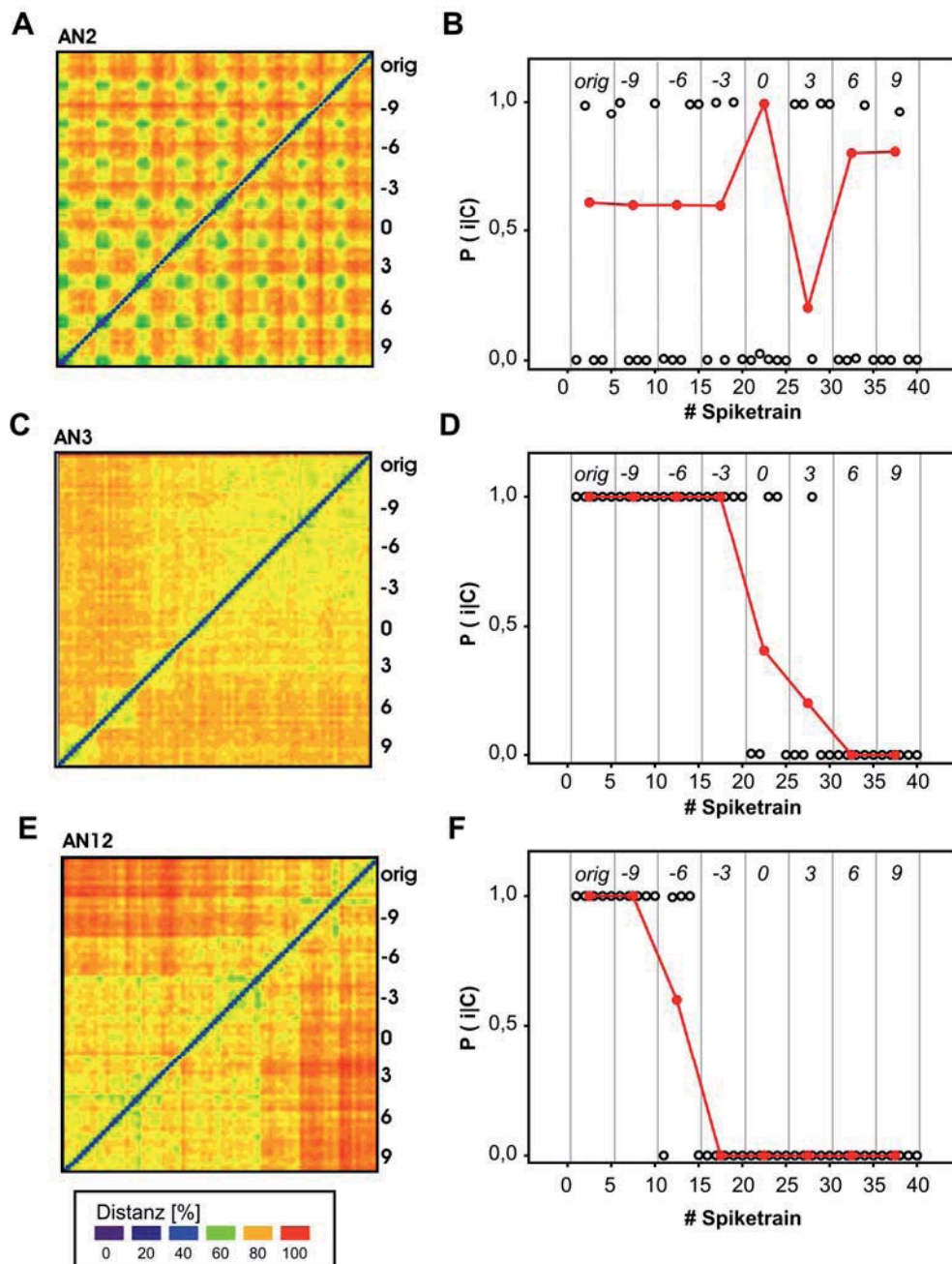


ABBILDUNG 3.31: KLASSIFIKATION DER SPIKETRAIN-DISTANZEN MITTELS INFORMATIONSBASIERTEM CLUSTERALGORITHMUS.

A) Distanzmatrix und B) Klassifikationstrial eines AN2. Die Wahrscheinlichkeit der Zuordnung zur Originalklasse (Ordinate) ist für jeweils fünf Spiketrains (offene Kreise) in Antwort auf jede Degradationsstufe (Abszisse) aufgetragen. Spiketrain 1-5 erfolgten in Antwort auf den Originalgesang, Spiketrains 6-10 in Antwort auf die erste Degradationsstufe usw.; die korrespondierende Degradationsstufe ist am oberen Ende der Graphik dargestellt. Die mittlere Wahrscheinlichkeit der Spiketrains einer Degradationsstufe, zur ‚orig‘ Stimulusklasse zu gehören ist in rot dargestellt. C) Distanzmatrix und D) Klassifikationstrial eines AN3. E+F) AN12

Für das AN3 lässt die Distanzmatrix in Abbildung 3.31C hingegen eine leichte Abgrenzung der Antworten auf den Originalgesang und der ersten vier Degradationsstufen von den letzten drei Degradationsstufen erkennen. Anhand der prozentualen Unterscheidbarkeit konnte für diese Zelle, wie ja bereits beschrieben, kein signifikanter Unterschied ermittelt werden (ABBILDUNG 3.30D). Die Clusteranalyse ergab allerdings eine eindeutige

Klassengrenze zwischen 0 und 3 dB (Median = 0,7 dB bei 50% Klassifikationswahrscheinlichkeit).

Für die Distanzmatrix des AN12 ließ sich ab -6 dB ein distinkter Farbübergang erkennen, der darauf hinweist, dass die nachfolgenden Spiketrains zueinander eine höhere Ähnlichkeit aufwiesen (siehe auch Rasterplot in ABBILDUNG 3.30E). Dieser Farbübergang stimmte wiederum gut mit der Klassengrenze zwischen -6 und -3 dB überein. In ABBILDUNG 3.30F trat ein signifikanter Unterschied zwischen intrinsischer und extrinsischer Variabilität allerdings erst ab 3 dB auf. Für die so erhaltenen Teilmatrizen wurden nun die Klassenzugehörigkeiten berechnet. Es wurde ein restriktives Verfahren angewendet, in welchem einerseits nur jene Teilmatrizen verwendet wurden, welche eine eindeutige Klassengrenze auswiesen, und zusätzlich nur jene Zellen in die Auswertung einfließen, für welche mehr als 50% der Trials eine eindeutige Klassengrenze ergab. Eine weniger konservative Herangehensweise, in welcher für jede Zelle die mittlere Klassifikationswahrscheinlichkeiten für alle 100 Teilmatrizen berechnet wurde, brachte sehr ähnliche Ergebnisse (siehe Abbildung 5.5). Im Folgenden werden aus diesem Grund nur die Ergebnisse der restriktiven Herangehensweise dargestellt.

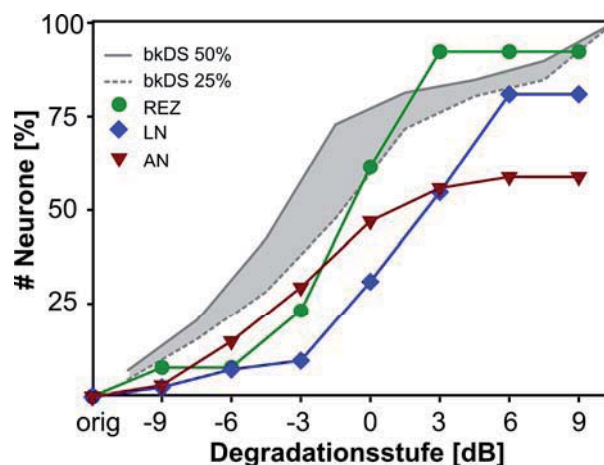


ABBILDUNG 3.32: ZUSAMMENFASSUNG DER KLASSENGRENZEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER DEGRADATIONSSTUFE.

Die Abszisse zeigt die Degradationsstufen [in dB], die Ordinate die Anzahl der Zellen in [%]. Die Kurven zeigen Zellen für welche die Spikeantworten auf eine Degradationsstufe der Rauschkategorie zugeordnet wurden. Die Ergebnisse sind jeweils für die drei Verarbeitungsebenen getrennt dargestellt (siehe Legende). Die schwarzen Linien zeigen zum Vergleich die kumulativen Häufigkeiten der bkDS (durchgezogene Linie = Schwelle von 50%, gestrichelte Linie = Schwelle von 25%).

In Abbildung 3.32 sind die prozentualen Häufigkeiten der Zellen aufgetragen, für welche sich die Spike-Antworten auf eine Degradationsstufe (Abszisse) der Rauschkategorie zuordnen ließen. Hierfür wurden die mittleren Zuordnungswahrscheinlichkeiten über die 100 Trials der Teilmatrizen herangezogen. Die Klassengrenze wurde auf eine Zuordnungswahrscheinlichkeit von 50% gelegt, da diese auch dem Knotenpunkt der Übergänge der Klassifikationswahrscheinlichkeiten der Original- und der Rauschkategorie entsprach. Es ergab sich ein zu den Ergebnissen des Unterscheidbarkeits-Verfahren (siehe Abbildung 3.29) unterschiedliches Bild. Für die Rezeptoren fanden sich die Klassengrenzen am häufigsten zwischen -6 dB und 3 dB. Der Degradationsbereich des häufigsten

Abbruchs war bei den lokalen Neuronen hingegen mit -3 dB bis 6 dB weiter nach hinten verschoben. Obwohl nur für knapp 60% der aufsteigenden Neurone eine eindeutige nKDS bestimmt werden konnte, stimmte der Bereich des maximalen Anstiegs dieser Zellen gut mit dem Anstieg der Verhaltensschwellen überein. Anhand der unüberwachten Cluster-Analyse konnte also für wesentlich mehr aufsteigende Interneurone eine neurometrische Schwelle bestimmt werden, als für das Unterscheidbarkeitsverfahren (siehe Abbildung 3.29).

3.4.3 Vergleich neurometrischer Schwellen für isolierte Antwortkomponenten

Die bisherigen Ergebnisse zeigten die kritischen Degradationsstufen, welche sich bei Betrachtung der Antworten auf den gesamten Gesang ergaben. Ob für die Bewertung des Gesanges durch das Tier tatsächlich die gesamte neuronale Antwort miteinbezogen wird oder aber einzelne Antwortkomponenten stärker gewichtet werden (für Weibchen von *C. biguttulus* siehe (Balakrishnan et al., 2001), bleibt unklar. Deshalb soll nun untersucht werden, ob sich bei Analyse einzelner Gesangskomponenten (isolierte Silben-, Pausen- oder Onset-Antworten) unterschiedliche nKDS ergeben. Hierfür wurden aus den Originalantworten drei weitere, Antwort-Sets erzeugt:

1. Spike-Antworten die auf die Silbendauer von 80 ms beschränkt waren
2. Spike-Antworten in den 20 ms Pausen
3. Spike-Antworten auf die ersten 20 ms des Silbenbeginns (Onset)

Diese Vorgehensweise soll in ABBILDUNG 3.33 veranschaulicht werden. In ABBILDUNG 3.33A ist der Rasterplot eines UGN1 in Antwort auf alle Degradationsstufen dargestellt. Die Spike-Antworten auf die Silben (+20ms Onsets) und Pausen sind in blau bzw. rot dargestellt. Diese Antwortkomponenten wurden isoliert (wobei die mediane Latenz der jeweiligen Zelle berücksichtigt wurde) und mittels der Spiketrain-Metrik analysiert. Die Ergebnisse dieser Analyse sind für das UGN1 in Teilabbildung B dargestellt. Die Matrix oben links stellt die Distanzen basierend auf den vollständigen Spike-Antworten dar. In der Matrix oben rechts sind die Distanzen basierend auf den Spiketrains in Antwort auf die Silben dargestellt, deren Distanzverlauf dem der Gesamtmatrix stark ähnelt. Die Matrix unten links zeigt die Distanzen zwischen den Spike-Antworten in den Pausen. Hier lässt sich eine sehr viel stärkere Abgrenzung des Originalgesanges und der ersten drei Degradationsstufen erkennen als dies für die Gesamtantwort der Fall war. Das erklärt sich dadurch, dass bis zu einer Degradation von -3 dB nur vereinzelt Spikes in den Pausen auftraten, ab einer Degradation von 0 dB die Pausen allerdings verstärkt maskiert wurden. Dies ist auch im Spike-Rasterplot in ABBILDUNG 3.33A deutlich zu erkennen. In der Matrix unten rechts sind die Distanzen für die isolierten Antworten auf den Silben-Onset dargestellt. Diese Onset-Antworten waren über einen sehr weiten Bereich relativ ähnlich zueinander, erst für die letzten Degradationsstufen kam es zu einem moderaten Distanzanstieg. Die beiden bereits beschriebenen Analyse-Verfahren zur Ermittlung neuronaler kritischer Degradationsstufen lieferten wiederum unterschiedliche Ergebnisse (siehe Pfeile in ABBILDUNG 3.33B).

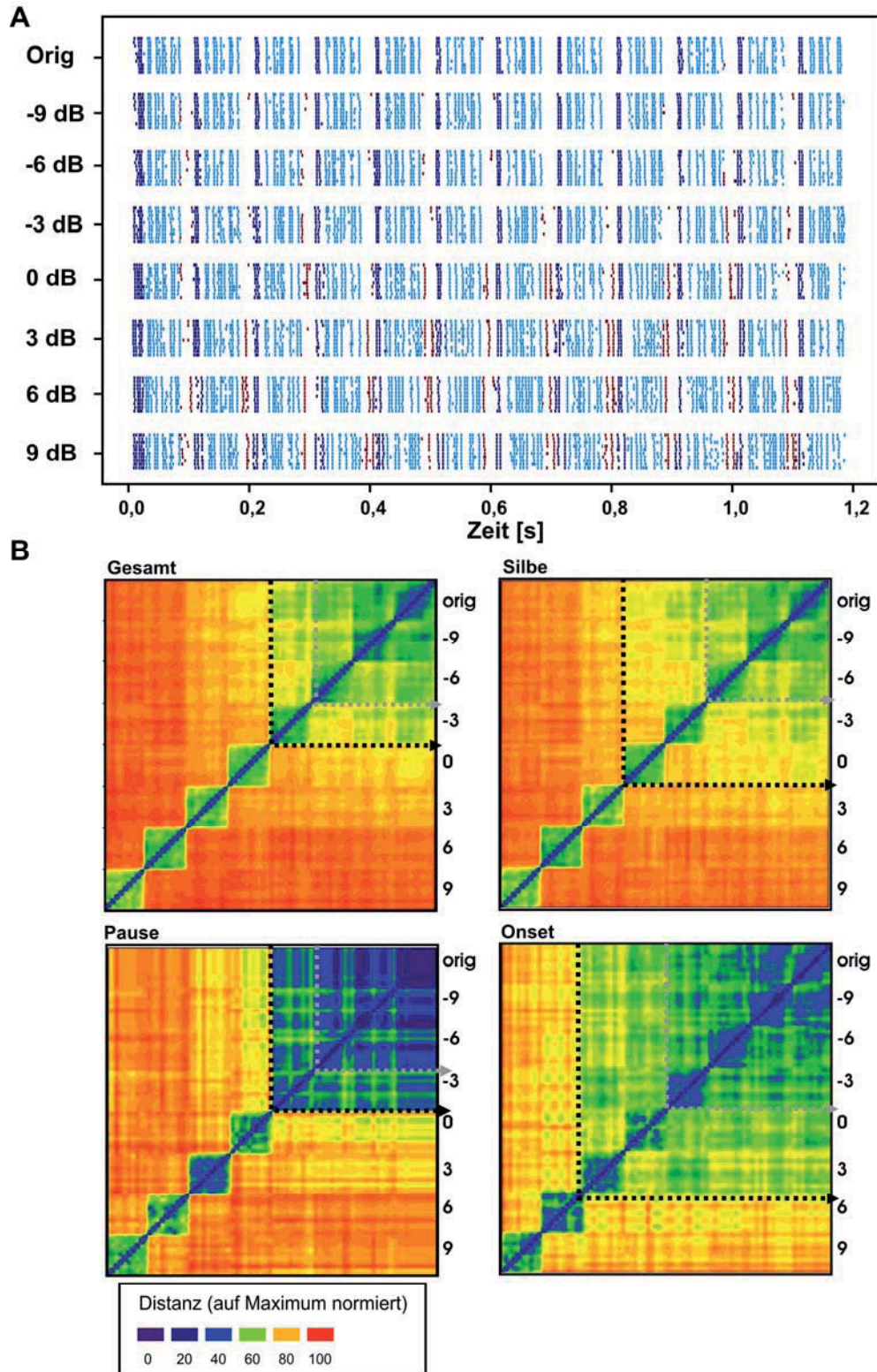


ABBILDUNG 3.33 ISOLATION EINZELNER ANTWORTKOMPONENTEN.

A) Spikeantworten auf den mit 0-1000 Hz degradierten Originalgesang für ein lokales Interneuron (UGN1) von *Locusta migratoria*. Mittels latenzkorrigierter Zeitfenster, deren Größe und Position der Dauer und dem Auftreten der einzelnen Gesangskomponenten entsprachen, wurden Silben- (blau), Onset- (dunkelblau) und Pausen-Spikes (rot) isoliert. B) Auf diese isolierten Antwortkomponenten wurde erneut die Spiketrain-Metrik angewendet. In den resultierenden Distanzmatrizen sind auch die für die Diskriminationsanalyse (grau) und für den Clusteralgorithmus (schwarz) ermittelten nKDS eingezeichnet.

Während eine korrekte Unterscheidung der Spiketrain-Distanzen bereits ab -3 dB (Gesamt-Silben- und Pausenantwort) bzw. 0 dB möglich war (Onset-Antwort), lagen die mittels Clusteralgorithmus ermittelten Klassengrenzen bei höheren Degradationsstufen (Gesamt: 0 dB; Silben: 3 dB; Pausen: 0 dB und Onset: 6 dB).

In ABBILDUNG 3.34A-C sind die Ergebnisse der Diskriminationsanalyse für die isolierten Antwortkomponenten zusammengefasst. Dargestellt sind die kumulativen Häufigkeiten der Zellen (Ordinate), für welche die Antworten auf eine Degradationsstufe (Abszisse) signifikant unterschiedlich von den Antworten auf den Originalgesang waren. Auf Ebene der Rezeptoren (ABBILDUNG 3.34A) kam es bei Betrachtung der Gesamtantworten kam es schon ab -9 dB zu einem deutlichen Anstieg der signifikanten Unterschiede. Diese Ergebnisse stimmen sehr gut mit den kumulativen Häufigkeiten der Verhaltensabbrüche bei einer Schwelle von 50% überein. Die Ergebnisse der Silbenantwort ähneln weitgehend den Gesamtantworten, wobei die kumulativen Häufigkeiten weniger steil anstiegen. Bei separater Betrachtung der Pausen-Antworten kam es schon bei der ersten Degradationsstufe zu einem steilen Anstieg der Zellen, für welche eine 95% Unterscheidbarkeit möglich war. Danach flachte die Kurve etwas ab um zwischen 0 und 3 dB wieder stark anzusteigen. Wurden die Antworten auf den Silben-Onset isoliert betrachtet, lag der stärkste Anstieg der kumulativen Häufigkeiten zwischen 0 und 3 dB, war also in Vergleich zu den restlichen Antwortkomponenten zu höheren Degradationsstufen verschoben. Für die lokalen Interneurone (ABBILDUNG 3.34B) kam es bei Betrachtung der Gesamtantwort ab -9 dB zu einem gleichmäßigen Anstieg der signifikanten Unterschiede, bis bei 6 dB ein Plateau erreicht wurde. Die Silbenantwort unterschied sich erneut nur gering von der Gesamtantwort. Wurden die Antworten auf die Pausen getrennt betrachtet, ergab sich zwischen -3 und 0 dB ein verstärkter Anstieg der kumulativen Häufigkeiten. Auch für die Onset-Antworten war ein verstärktes Auftreten von nKDS zwischen -3 und 3 dB erkennbar. In ABBILDUNG 3.34C sind die kumulativen Häufigkeiten der aufsteigenden Interneurone aufgetragen. Auch bei isolierter Betrachtung einzelner Gesangskomponenten stieg für diese Verarbeitungsebene die Anzahl der Zellen, für welche eine erfolgreiche Unterscheidung möglich war, nicht über 26,5%.

Die Häufigkeiten der mit Hilfe des unüberwachten Clusteralgorithmus ermittelten Klassengrenzen sind in ABBILDUNG 3.34D für Rezeptoren dargestellt. Für die Gesamtantwort und die Pausen-Antwort fanden sich die Klassengrenzen am häufigsten zwischen -6 und 0 dB. Für die Silben- und Onset-Antwort war der starke Anstieg um 6 dB zu höheren Degradationsstufen verschoben. Der Degradationsbereich des häufigsten Abbruchs lag für die lokalen Interneurone sowohl bei Betrachtung der Gesamtantwort als auch der Silben- und Onset-Antworten zwischen 0 dB und 6 dB (ABBILDUNG 3.34E). Für die Pausenantworten lagen die Klassengrenzen am häufigsten zwischen -3 dB und 0 dB.

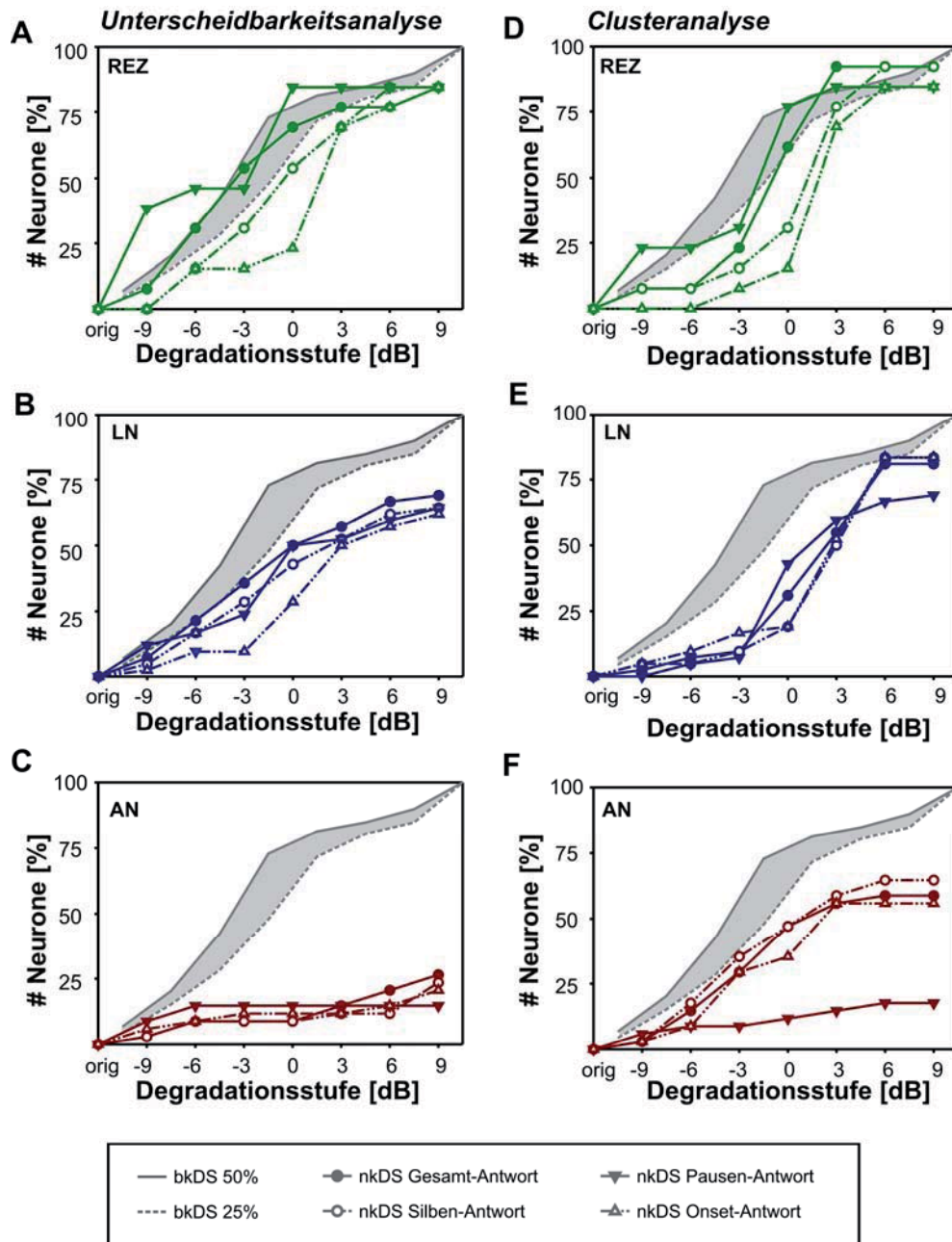


ABBILDUNG 3.34 ZUSAMMENFASSUNG DER NKDS FÜR ISOLIERTEN ANTWORTEN AUF EINZELNE GESANGSKOMPONENTEN.

A-C) Unterscheidbarkeitsanalyse. Die Abszisse zeigt die Degradationsstufen in [dB], die Ordinate die kumulative Häufigkeit der Zellen in [%]. Die Kurven zeigen Zellen für welche die Distanzen mit einer Genauigkeit von mindestens 95% unterscheidbar waren. Die schwarzen Linien zeigen zum Vergleich die kumulativen Häufigkeiten der bkDS (siehe Legende). Die Ergebnisse sind jeweils für die drei Verarbeitungsebenen getrennt dargestellt. A) Rezeptoren; B) Lokale Interneurone; C) Aufsteigende Interneurone. D-F) Clusteranalyse. Aufgetragen ist die Zahl der Zellen für welche bei einer bestimmten Degradationsstufe die Antworten der Rauschkategorie zugeordnet wurden. Die schwarzen Linien zeigen zum Vergleich die kumulativen Häufigkeiten der bkDS (siehe Legende). Die Ergebnisse sind jeweils für die drei Verarbeitungsebenen getrennt dargestellt. D) Rezeptoren; E) Lokale Interneurone; F) Aufsteigende Interneurone. N: 13 (REZ), 42 (LN), 34 (AN).

Auch für die aufsteigenden Interneurone (ABBILDUNG 3.34C) war der Verlauf der kumulativen Häufigkeiten für Gesamt-, Silben- und Onset-Antworten wieder sehr ähnlich. Der stärkste Anstieg fand sich zwischen erneut -3 und 0 dB. Wurde nur die Pausen

Antwort betrachtet, konnte für weit weniger Zellen eine Klassengrenze ermittelt werden. Dieses Ergebnis zeigt erneut, wie gut die Silben-Pausenstruktur über viele Degradationsstufen von den aufsteigenden Neuronen abgebildet werden konnte.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass es Unterschiede in der Stärke der Degradation einzelner Antwortkomponenten gibt. Hierbei ergab sich für beide Verfahren zur Ermittlung einer nKDS, dass auf Ebene von Rezeptoren und lokalen Interneuronen die Antworten auf die Pausenstruktur *früher* maskiert werden als die Antworten auf die Silben- und Silben Onset-Struktur. Auch mittels Analyse einzelner Gesangskomponenten konnte über das Diskriminationsverfahren nur für 26% der aufsteigenden Neurone eine korrekte Zuordnung zur Rauschkategorie ermittelt werden. Der zusätzlich verwendete Klassifikationsalgorithmus ergab allerdings für die aufsteigenden Interneurone ein den beiden vorgeschalteten Verarbeitungsebenen gegensätzliches Bild: während für den Gesamtgesang und die Silben- und Onset-Antworten die Zuordnung zur Rauschkategorie zwischen -6 und 3 dB stark anstieg, konnte anhand der Pausen-Antworten überhaupt nur für 17% der Zellen eine Klassengrenze ermittelt werden. Für diese Verarbeitungsebene schien sich also die Maskierung der Silbenstruktur stärker auf die Repräsentation des Originalgesanges auszuwirken als die Maskierung der Pausen.

Zusammenfassung

Zur Bestimmung von neurometrischen Schwellen wurden zwei verschiedene Verfahren angewendet. Der statistische Ansatz, bei welchem geprüft wurde, ab welcher Degradationsstufe ein signifikanter Unterschied zwischen intrinsischen und extrinsischen Distanzverteilungen auftrat, ergab auf Ebene der Rezeptoren nKDS, welche sehr gut mit den Verhaltensschwellen der Tiere übereinstimmten. Der generelle Verlauf der bKDS und nKDS war auch auf Ebene der lokalen Interneurone sehr ähnlich. Bei den aufsteigenden Interneuronen konnte nur für wenige Zellen eine neurometrische Schwelle ermittelt werden, was wiederum zeigt, wie gering der direkte Einfluss der externen Signaldegradation für diese Verarbeitungsebene war.

Mittels Clusteralgorithmus konnte für die Mehrheit der Zellen eine eindeutige nKDS ermittelt werden. Der Anstieg dieser nKDS ähnelte in ihrem Verlauf dabei stark den bKDS. Für die Rezeptoren und lokalen Interneurone war der größte Anstieg der nKDS hingegen zu höheren Degradationsstufen verschoben.

Eine Analyse der nKDS für einzelne Gesangskomponenten ergab, dass auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Neurone die Onset-Antworten der Silben mehrheitlich robuster gegen die Degradation waren. Auf die Pausen wirkte sich die Degradation hingegen stärker aus. Dies war auf Ebene der aufsteigenden Interneuronen nicht der Fall. Nur die Clusteranalyse brachte hier einen Unterschied zwischen den Gesangskomponenten: Für die Pausenantworten konnte hier mehrheitlich kein nKDS ermittelt werden.

3.5 Artvergleich

Aufgrund der leichteren Handhabung und Verfügbarkeit von *L. migratoria* hat diese Art bereits in vielen Studien als Modelltier für die auditorische Verarbeitung von *C. biguttulus* gedient. Weiß man von der unterschiedlichen Relevanz, welche akustische Kommunikation für das Verhalten dieser beiden Arten hat, mag diese Wahl auf den ersten Blick vielleicht erstaunen. Nach der ‚efficient coding‘ Hypothese von Barlow (Barlow, 1961), würde man bereits in der sensorischen Peripherie spezielle Adaptationen für die Verarbeitung verhaltensrelevanter Signale vermuten. *Chorthippus biguttulus* sollte somit besser auf die Kodierung ihrer art eigenen Signale spezialisiert sein als eine nur sehr entfernt verwandte Art wie *L. migratoria*. Doch bereits in früheren Untersuchungen wurde eine hohe morphologische Übereinstimmung zwischen Zelltypen von *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* nachgewiesen (Römer et al., 1988; Ronacher und Stumpner, 1988; Stumpner, 1988). Diese morphologische Ähnlichkeit soll anhand der Abbildung 3.35 nochmals verdeutlicht werden, in welcher für drei Zelltypen (TN1, AN1, AN3) jeweils ein Exemplar der beiden Arten dargestellt ist.

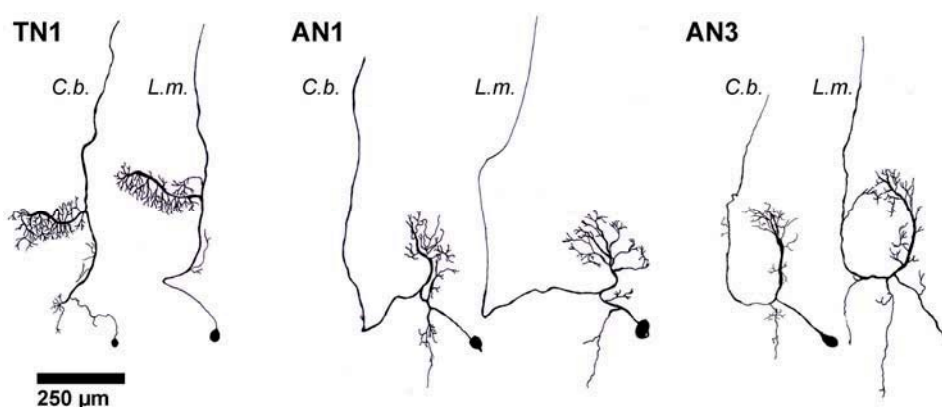


ABBILDUNG 3.35: DREI PAARE HOMOLOGER NEURONEN.
Links: TN1; mittig: AN1 und rechts: AN3.

Eine hohe Ähnlichkeit fand man auch bei der Untersuchung physiologischer Eigenschaften wie z.B. der Filtercharakteristika (Stumpner, 1988) und mutmaßlicher Neurotransmitter (Sokoliuk et al., 1989). Im Folgenden sollen nun die Ergebnisse einer quantitativen Analyse der physiologischen Ähnlichkeit zwischen beiden Arten dargestellt werden. Dazu wurde mit Hilfe der Spiketrain-Metrik einerseits untersucht, ob es einen Unterschied zwischen den intra- und interspezifischen Distanzen gibt (Kapitel 3.5.1) und andererseits ob sich die intrinsischen Distanzen (bzw. die intrinsische Variabilität einzelner Zelltypen) beider Arten unterscheiden (Kapitel 3.5.2). Als Stimulus wurde wiederum der Weibchengesang von *Chorthippus biguttulus* verwendet.

3.5.1 Vergleich der intra- und interspezifischen Distanzen

Die im vorliegenden Kapitel zusammengefassten Daten wurden bereits als Teil einer gemeinschaftlichen Arbeit mit Sandra Wohlgemuth publiziert (Neuhofer et al., 2008).

Um der Frage nachzugehen, ob es bereits auf Ebene des Metathorakalganglions zu speziellen Anpassungen der auditorischen Neurone hinsichtlich ihrer Kodierungseigenschaften gekommen ist, wurden die Spiketrains von Exemplaren eines Zelltyps innerhalb und zwischen den beiden Arten verglichen. Hierfür wurde erneut die Spikemetrik nach van Rossum angewendet.

In Abbildung 3.36A+C sind die Rasterplots der Spikeantworten auf jeweils zehn Wiederholungen des Weibchengesanges dargestellt. Die Daten stammen von 8 (*C.b.*) bzw. 12 (*L.m.*) Exemplaren eines TN1 und 5 (*C.b.*) bzw. 4 (*L.m.*) Exemplaren eines AN3. Die zugehörigen Spiketrain-Distanzen sind in Abbildung 3.36B+D aufgetragen.

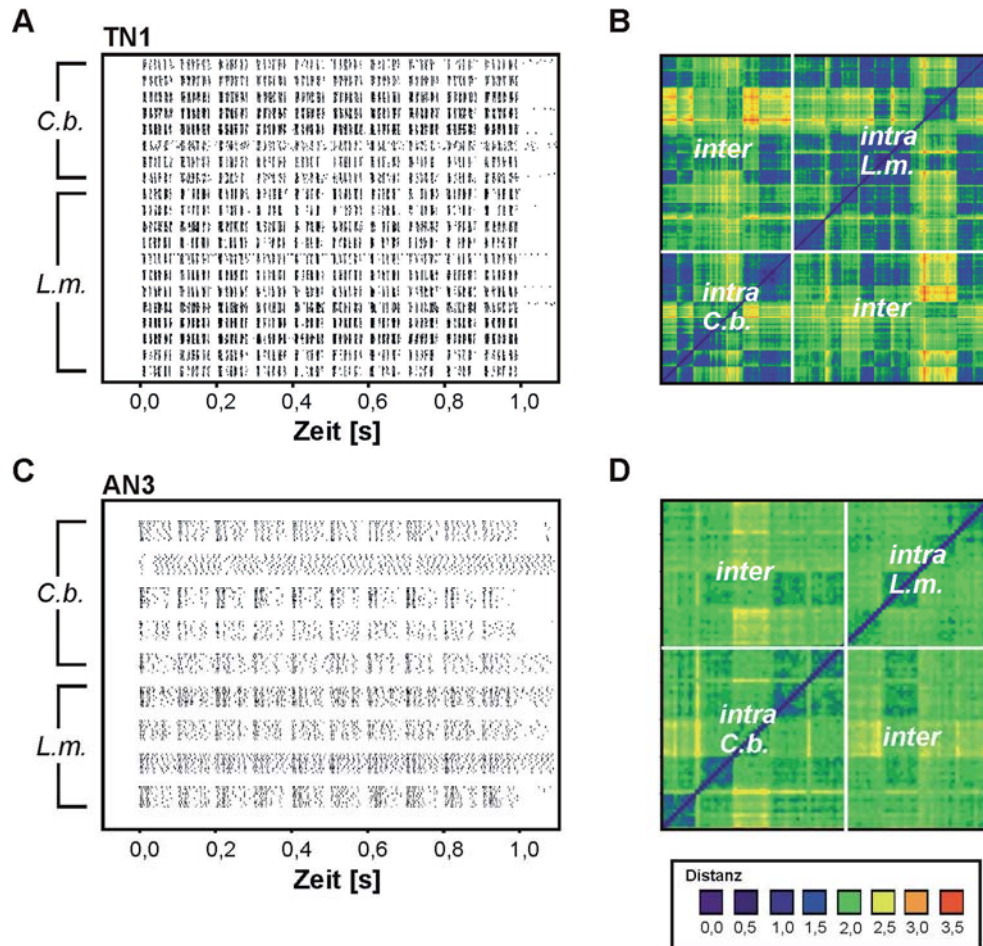


ABBILDUNG 3.36: VERGLEICH DER NEURONALEN ANTWORTEN FÜR ZWEI ZELLTYPEN.

A) Rasterplots von Zellen des Typs TN1 in Antwort auf den Weibchengesang. 8 Zellen von *C. biguttulus*; 12 Zellen von *L. migratoria*. B) Distanzmatrix resultierend aus dem Paarvergleich der Spiketrains aller TN1 C) Rasterplots von Zellen des Typs AN3 in Antwort auf den Weibchengesang. 5 Zellen von *C. biguttulus*; 4 Zellen von *L. migratoria*. D) Distanzvergleich der AN3.

Die Quadrate entlang der Diagonalen zeigen wiederum die intraindividuellen Distanzen der einzelnen Zellen, welche auf deren intrinsische Variabilität zurückzuführen sind. Die großen Quadrate, welche durch weiße Linien hervorgehoben sind repräsentieren die intraspezifischen Vergleiche (d.h. den paarweisen Vergleichen zwischen Spiketrains zweier Exemplare eines TN1 bzw. AN3 einer Art). Die links oben bzw. rechts unten befindlichen Rechtecke fassen die Distanzen aus dem interspezifischen Vergleich der Spiketrains zusammen. Wie man anhand der Farbkodierung erkennen kann (siehe Legende) unterschieden sich die interspezifischen Distanzwerte qualitativ nicht von den intraspezifischen Distanzwerten.

Für einen quantitativen Vergleich sind in ABBILDUNG 3.37 die inter- und intraspezifischen Distanzverteilungen für sechs untersuchte Zelltypen aufgetragen.

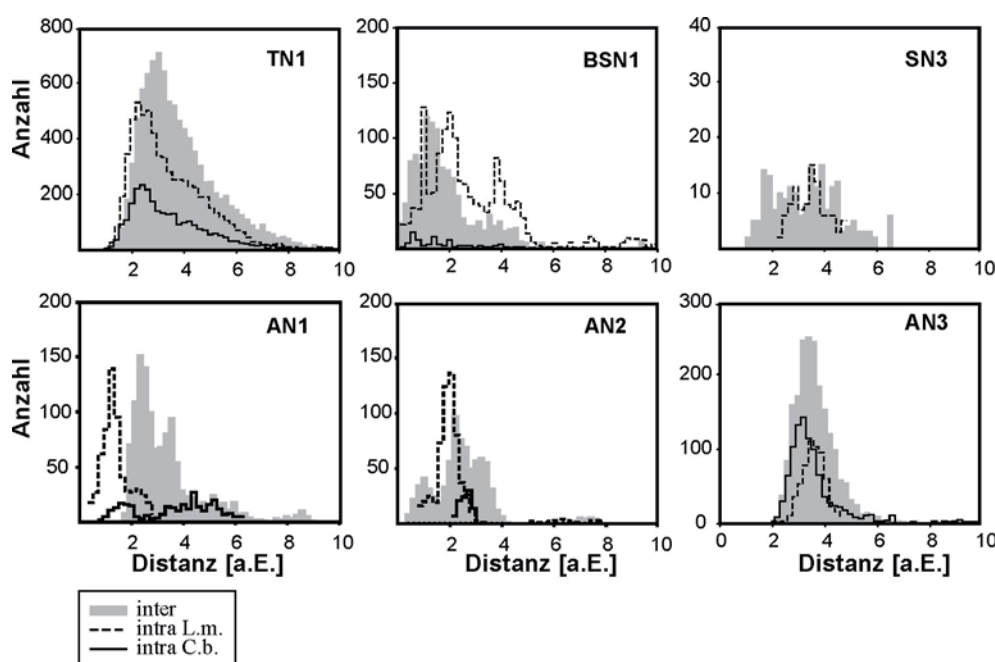


ABBILDUNG 3.37: VERGLEICH DER INTRA- UND INTERSPEZIFISCHEN DISTANZEN FÜR *C. BIGUTTULUS* UND *L. MIGRATORIA*.

Die oberen drei Graphen zeigen die Ergebnisse der Untersuchung lokaler Interneurone. In den unteren drei Graphen sind die untersuchten aufsteigenden Interneurone dargestellt. Die jeweiligen Zelltypen sind in den Graphen (oben rechts) vermerkt. Auf der Abszisse sind die Distanzen in arbiträren Einheiten aufgetragen, die Ordinate zeigt die Anzahl der Distanzen. Die intraspezifischen Distanzverteilungen von *C. biguttulus* (durchgezogene Linie) überlagern sich weitgehend mit denen von *L. migratoria* (gestrichelte Linie) und auch mit der Verteilung interspezifischer Distanzen (grau).

Anhand dieser Abbildungen lassen sich zwei wichtige Ergebnisse ablesen: (i) die intraspezifischen Distanzverteilungen überlappten zu einem großen Teil und belegen somit ähnlich große Antwort-Variationen der untersuchten Arten. (ii) die intraspezifischen Distanzverteilungen überlappten mehrheitlich auch mit den interspezifischen Distanzverteilungen (Ausnahme intraspezifische Distanzverteilungen von *L. migratoria* des AN1). Vor allem der zweite Punkt demonstriert die hohe Ähnlichkeit zwischen den Spiketrains der beiden Arten. Da die Spiketrain-Distanzen mit einem τ von 5 ms berechnet

wurden, sind diese Ähnlichkeiten nicht nur auf ähnliche Feuerraten, sondern auch auf Ähnlichkeiten im zeitlichen Muster der neuronalen Antworten zurückzuführen.

Die metrische Distanz zwischen zwei Spiketrains ist allerdings nicht nur von zeitlichen sondern auch von Ratenunterschieden abhängig. Da die Feuerraten einzelner Zellen im Allgemeinen nicht identisch waren, könnten diese Unterschiede einen entscheidenden Einfluss auf den Vergleich zwischen den Arten haben. Die Auswirkungen großer Ratenunterschiede sind in ABBILDUNG 3.38A veranschaulicht.

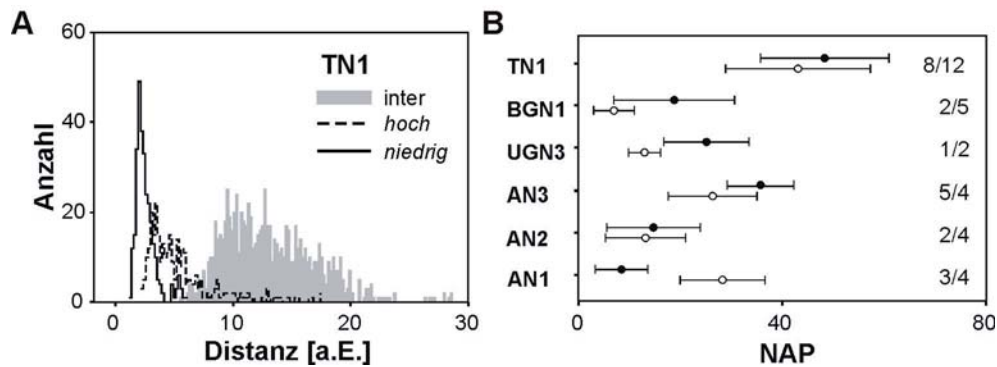


ABBILDUNG 3.38: EINFLUSS DER FEUERRATE AUF DIE SPIKETRAIN-DISTANZEN.

A) Vergleich der Distanzverteilung von sechs Exemplaren des TN1 (*L. migratoria*), welche sehr unterschiedliche Feuerraten aufwiesen. Als Stimulus wurde der Weibchengesang verwendet. Auf der Abszisse ist die Distanz in arbiträren Einheiten aufgetragen, die Ordinate zeigt die absoluten Häufigkeiten. Die Distanzen zwischen Zellen mit niedriger Feuerrate (35 ± 8 Hz) sind mit gestrichelter Linie; zwischen Zellen mit hoher Feuerrate (100 ± 20 Hz) mit durchgezogener Linie dargestellt. Die Distanzen zwischen diesen beiden Gruppen (grau) sind zu höheren Distanzwerten verschoben. B) Mittlere Feuerraten (\pm Standardabweichung) der untersuchten Zelltypen (Ordinate). Daten von *C. biguttulus* sind als geschlossene Symbole, von *L. migratoria* als offene Symbole dargestellt. Die Anzahl der jeweils verwendeten Zellen ist rechts angegeben. Die Abszisse zeigt die Spikezahl im verwendeten Zeitfenster (500 ms).

Hierfür wurden aus 18 Exemplaren des TN1 welche aufgrund unterschiedlicher Stimulusintensitäten einen weiten Bereich an Feuerraten abdeckten, jeweils die 3 Zellen mit den niedrigsten (35 ± 8 Hz) und höchsten (100 ± 20 Hz) Feuerraten ausgewählt. Die Distanzverteilungen innerhalb dieser beiden Klassen zeigen eine teilweise Überlappung, wobei die Zellen mit höherer Feuerrate im Mittel auch höhere Distanzwerte auftraten (keine Ratenormierung!).

Die Distanzverteilungen zwischen diesen Klassen waren jedoch zu noch höheren Distanzwerten verschoben. An dieser Abbildung erkennt man einerseits, dass die Unterschiede zwischen den Spiketrains sehr stark durch Ratenunterschiede beeinflusst werden können und man somit nur Zellen mit ähnlicher Feuerrate vergleichen sollte. Andererseits lässt sich im Vergleich mit ABBILDUNG 3.37 auch erkennen, welche Verschiebung großer Abstand zwischen intra- und interspezifischen Distanzen zu erwarten sein könnte, wenn sich zwei Mengen von Spiketrains deutlich voneinander unterscheiden.

Um zu gewährleisten, dass die mittlere Spikerate einer Art um nicht mehr als die einfache Standardabweichung der anderen Art abwich, wurden Zellen mit stark abweichenden Feuerraten aus der Analyse ausgeschlossen: TN1: 1/6; BGN1: 0/2; AN3: 1/3 und AN1 2/0 (*C.b./L.m.*). Da für das AN1 allerdings nur sehr wenige Exemplare vorlagen, wurde es

trotz relativ hoher Ratenunterschiede dennoch in die Auswertung aufgenommen. Die mittleren Feuerraten \pm Standardabweichung der verwendeten Zellen sind in ABBILDUNG 3.38B dargestellt.

Um die hohe Ähnlichkeit der neuronalen Antworten der untersuchten Arten auch statistisch belegen zu können, wurden zwei Verfahren gewählt, die zwar auf verschiedenen Cluster Algorithmen beruhen, beide jedoch auf den Spiketrain-Distanzen basieren. Zuerst wurde geprüft, wie viele Spiketrains von *L. migratoria* falsch, also als Spiketrains von *C. biguttulus*, klassifiziert werden und umgekehrt.

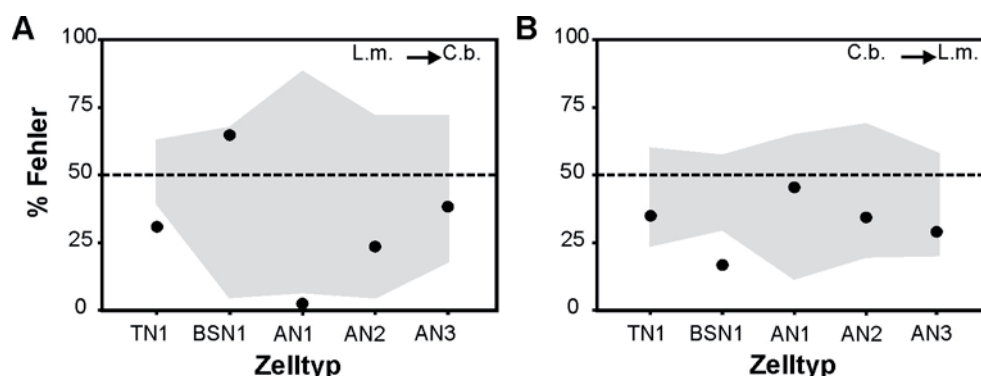


ABBILDUNG 3.39: ZUORDNUNGSFEHLER DEMONSTRIEREN ÄHNLICHKEIT ZWISCHEN DEN ARTEN.

A) Anzahl der ‚*L.m.*‘ Spiketrains, welche als ‚*C.b.*‘ Spiketrains klassifiziert wurden. B) Anzahl der ‚*C.b.*‘ Spiketrains, welche fälschlicher Weise als ‚*L.m.*‘ Spiketrains klassifiziert wurden. Die Abszisse zeigt die untersuchten Zelltypen, auf der Ordinate ist die Fehlerquote in Prozent aufgetragen. Die hohe Fehlerquote (schwarze Kreise) zeigt, dass die Antworten zwischen diesen Zellen nicht separiert werden können. Die grauen Bereiche umfassen den Unwahrscheinlichkeitsbereich (siehe Text).

Hierfür wurde der überwachte Clusteralgorithmus von Machens (Machens, 2002) angewendet, wobei die Spiketrains anhand ihrer Distanzen in zwei Klassen (*L.m.* + *C.b.*) eingeordnet werden mussten. Für jede Art wurde ein Muster-Spiketrain ausgewählt und alle restlichen Spiketrains jener Art-Klasse zugeordnet, zu welcher sie die geringere Distanz aufwiesen. Dieser Vorgang wurde für alle möglichen Muster-Kombinationen wiederholt und resultierte in einer prozentualen Zuordnungswahrscheinlichkeit (für Einzelheiten siehe (Machens et al., 2003; Wohlgemuth und Ronacher, 2007)). Die Punkte in ABBILDUNG 3.39A zeigen die Prozentzahl der Spiketrains von *L. migratoria*, welche aufgrund ihrer Ähnlichkeit fälschlicherweise den Spiketrains von *C. biguttulus* zugeordnet wurden. ABBILDUNG 3.39B zeigt die Prozentzahlen der falsch zugeordneten Spiketrains von *C. biguttulus*. Wären die Spiketrains einer Art zueinander gleich ähnlich wie zwischen den Arten, sollte die Zuordnung dem Zufallsniveau von 50% entsprechen. Um den Zufallsbereich statistisch abzusichern, wurde die Zellen der beiden Arten zehn mal zufällig durchmischt und anhand des Streubereiches der erhaltenen Fehlerquoten ein Unbestimmtheitsbereich definiert (siehe auch (Grewe et al., 2003)). Für 3 der 5 untersuchten Zelltypen von *L. migratoria* (ABBILDUNG 3.39A) lag die Fehlerquote innerhalb dieses Bereiches und unterschied sich somit nicht signifikant von Zufallsniveau. Das TN1 unterschritt dieses Zufallsniveau nur knapp. Eine analoge Auswertung dieses Zelltyps

basierend auf den Antworten auf einen Männchengesang von *C. biguttulus* brachte allerdings keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Arten zutage (siehe (Neuhofer et al., 2008)). Die Zellen des AN1 konnten sehr gut zugeordnet werden, dies ist aber vermutlich auf die starken Ratenunterschiede (siehe ABBILDUNG 3.38B) zurückzuführen. Auch für diesen Zelltyp ergab die zusätzliche Analyse basierend auf Männchengesang-Antworten keinen signifikanten Unterschied (Neuhofer et al., 2008). Für die untersuchten Zelltypen von *C. biguttulus* (ABBILDUNG 3.39B) lag für 4 der 5 untersuchten Zelltypen die Fehlerquote innerhalb des Zufallsniveaus; nur das BGN1 lag außerhalb des Unwahrscheinlichkeitsbereiches. Für diesen Zelltyp wurden allerdings nur zwei Exemplare von *C. biguttulus* untersucht, welche aufgrund ihres phasischen Antwortverhaltens auch sehr niedrige Feuerraten aufwiesen.

Dem zusätzlich gewählten Ansatz lag der informationsbasierte Clusteralgorithmus nach Slonim et al. (Slonim et al., 2005) zugrunde. Mit diesem unüberwachten Clusteralgorithmus ließ sich testen, ob die Spiketrains eines Zelltyps jeweils artspezifisch in zwei Klassen eingeteilt werden wobei die Elemente innerhalb einer Klasse zueinander eine höhere Ähnlichkeit aufweisen, als die Elemente zwischen den Klassen. ABBILDUNG 3.40A stellt das Ergebnis für die untersuchten AN3 dar. Die Spiketrains von *L. migratoria* und *C. biguttulus* sind entlang der Abszisse aufgetragen. Die rote Linie separiert die Spiketrains beider Arten (Spiketrains von *L. migratoria* links und von *C. biguttulus* rechts). Sollten konsistente Antwortunterschiede zwischen diesen beiden Arten vorliegen, so sollten die Spiketrains aufgrund ihrer ‚Artzugehörigkeit‘ auch getrennt in zwei Klassen eingeteilt werden (graue und schwarze Kreise). Wie sich jedoch leicht erkennen lässt, wurden die Spiketrains einer Art unspezifisch beiden Klassen zugeordnet.

Um die Zuordnungs-Ergebnisse statistisch zu überprüfen, wurde eine Monte-Carlo-Analyse des exakten Tests nach Fisher-Yates durchgeführt. Wurden beispielsweise von *C. biguttulus* 5 Exemplare und von *L. migratoria* 6 Exemplare eines Zelltyps abgeleitet, wurde von jeder Zelle zufällig ein Spiketrain ausgewählt und geprüft, ob die Verteilung dieser 11 Spiketrains von der Zufallsverteilung abweicht. Dieser Vorgang wurde 100 000 x wiederholt, um ein mittleres Signifikanzniveau berechnen zu können. Die Ergebnisse sind in ABBILDUNG 3.40B zusammengefasst. Für alle getesteten Zellen lagen die mittleren p-Werte (geschlossene Kreise) über dem Signifikanzniveau von 0,05. Die kurzen, horizontalen Linien deuten die aufgrund begrenzter Stichprobengrößen zu erreichenden Signifikanzniveaus an. Aufgrund zu geringer Zellzahlen ist dieser Test für das UGN3 und das AN2 somit nicht aussagekräftig. Als Kontrolle diente der Vergleich von zwei verschiedenen Zelltypen (TN1 und BGN1) von *L. migratoria*. Für diese Kontrolle wurde ein hoch signifikantes ($p < 0,01$) Ergebnis erzielt, was zeigt, dass diese Zelltypen aufgrund ihrer unterschiedlichen neuronalen Antworten spezifisch zwei verschiedenen Klassen zugeordnet wurden (‘C’ in ABBILDUNG 3.40B).

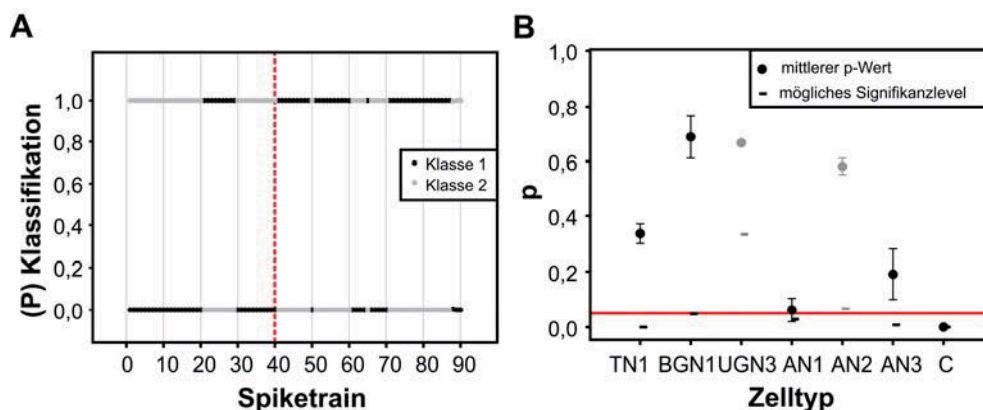


ABBILDUNG 3.40: INFORMATIONSBASIERTER CLUSTERALGORITHMUS.

A) Zuordnungswahrscheinlichkeiten für Exemplare des AN3. Die zwei Klassen sind durch graue und schwarze Punkte dargestellt (siehe Inset). Die Abszisse zeigt die Nummer der Spiketrains (0-9: erste Zelle; 10-19: zweite Zelle etc.), die rote Linie indiziert die Artgrenze (*L.m.* links, *C.b.* rechts), die Ordinate zeigt die Wahrscheinlichkeit der Zuordnung. B) Mittlere p-Werte \pm Standardabweichung (geschlossene, schwarze Kreise). Horizontale Linie: $p = 0,05$. Die theoretisch erreichbaren Signifikanzniveaus sind als kurze, horizontale Linien angedeutet. Für das UGN3 und das AN2 konnten aufgrund zu geringer Zellzahlen theoretisch kein signifikanter Unterschied erreicht werden ($p > 0,05$). Die Kontrolle (C) zeigt eine signifikant korrekte Zuordnung von TN1 und BGN1 Exemplaren (siehe Text).

3.5.2 Vergleich der intrinsischen Distanzen

Die Kodierungseffizienz eines Neurons zeichnet sich vor allem dadurch aus, wie präzise und verlässlich ein bestimmter Stimulus in der neuronalen Antwort repräsentiert werden kann (Borst und Theunissen, 1999; Rokem et al., 2006). Die intrinsische Variabilität kann somit als ein indirektes Maß für die Effizienz der Stimuluskodierung angesehen werden. Deshalb wird nun untersucht, ob sich die einzelnen Zelltypen von *C. biguttulus* und *L. migratoria* auf Basis ihrer intrinsischen Distanzen unterscheiden.

In ABBILDUNG 3.41 sind die intrinsischen Distanzen sortiert nach klassifizierten Zelltypen aufgetragen. Die Zellen von *C. biguttulus* sind durch offene, Zellen von *L. migratoria* durch geschlossene Kreise dargestellt. Zusätzlich wurde noch eine Separation nach der getesteten Reizintensität vorgenommen: Zellen die mit Reizintensitäten ≤ 60 dB getestet wurden sind jeweils links, >60 dB jeweils rechts aufgetragen. Leider konnten nicht für jeden Zelltypus entsprechend viele Exemplare jeder Art untersucht werden, um den Artvergleich auch hinsichtlich der intrinsischen Distanzen statistisch zu quantifizieren.

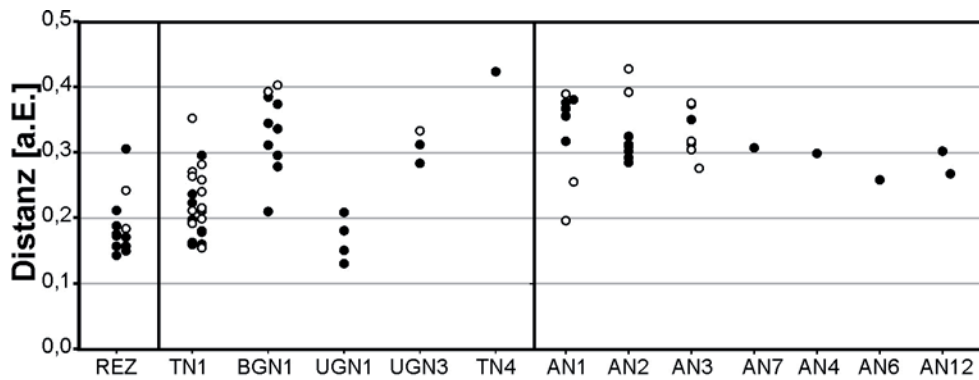


ABBILDUNG 3.41: VERGLEICH DER INTRINSISCHEN DISTANZEN.

Auf der Abszisse sind die untersuchten Zelltypen aufgetragen (*C. biguttulus* = offene Kreise; *L. migratoria* = gefüllte Kreise); Zellen, welche mit einer Reizintensität ≤ 60 dB getestet wurden sind jeweils links, >60 dB rechts aufgetragen. Die Ordinate zeigt die intrinsischen Distanzen, normiert auf die mittlere Feuerrate. Die einzelnen Verarbeitungsebenen sind durch vertikale Linien separiert. Bis auf das AN2 lässt sich keine klare Abgrenzung zwischen den Zellen der beiden Arten erkennen. Die intrinsischen Distanzen der Rezeptoren und lokalen Interneuronen sind tendenziell niedriger als die der aufsteigenden Neuronen, wobei der Typus BGN1 eine intermediäre Stellung einnimmt und das TN4 ebenfalls eine sehr hohe intrinsische Distanz aufwies (siehe auch ABBILDUNG 3.22).

Die intrinsischen Distanzen auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone waren im Mittel kleiner als jene der aufsteigenden Interneurone (siehe auch ABBILDUNG 3.22), wobei das BGN1 allerdings eine intermediäre Stellung einnahm. Auf Ebene der aufsteigenden Interneuronen konnte kein systematischer Unterschied der intrinsischen Variabilität zwischen den einzelnen Zelltypen nachgewiesen werden. Bis auf das AN2 lässt sich jedoch keine klare Abgrenzung zwischen den Zellen beider Arten erkennen. Die Hypothese, dass *C. biguttulus* aufgrund der Verhaltensrelevanz des Signals bzw. der auditorischen Verarbeitung im generellen eine effizientere Kodierung und somit auch eine geringere intrinsische Variabilität auditorischer Neurone ausweisen sollte, konnte somit nicht bestätigt werden. Auch die Trennung nach Reizintensitäten brachte keine augenscheinlichen Unterschiede zutage.

Zusammenfassung

Basierend auf der Spiketrain-Metrik nach van Rossum wurde ein quantitativer Vergleich der Antworteigenschaften auditorischer Zelltypen von *C. biguttulus* und *L. migratoria* durchgeführt. Anhand dieser Analyse konnte die hohe physiologische Ähnlichkeit vermutlich homologer Interneurone im Metathorakalganglion quantitativ bestätigt werden: Interspezifische Spiketrain-Distanzen waren bis auf wenige Ausnahmen nicht signifikant größer als intraspezifische Distanzen. Auch der Vergleich der „trial to trial“ Variabilität brachte keine systematischen Unterschiede zwischen den beiden Arten zutage. Auf Ebene des Metathorakalganglions konnte das Vorhandensein von spezifischen Anpassungen für die Verarbeitung verhaltensrelevanter Signale somit nicht bestätigt werden.

4 Diskussion

Die vorliegende Arbeit behandelte die Frage nach den Auswirkungen von extrinsischem und intrinsischem Rauschen auf die Erkennung und Verarbeitung eines Weibchengesanges im auditorischen System von Feldheuschrecken. Da sowohl in den Verhaltensversuchen als auch in der Elektrophysiologie dieselben Stimulus-Ensembles genutzt wurden, konnte getestet werden, ob sich die Grenzen der Signalerkennung durch die neuronalen Antworten von auditorischen Neuronen des Metathorakalganglions erklären lassen. Ob dieser neuroethologische Versuchsansatz tatsächlich zu den gewünschten Antworten auf die eingangs gestellten Fragen (siehe Kapitel 1.4) geführt hat, soll im Folgenden diskutiert werden.

- *Wie wirkt sich die gezielte Degradation der Umbüllenden des Weibchengesanges auf die Erkennung des Signals durch die Männchen aus?* Für die Mehrheit der Tiere ergab sich eine einheitliche Grenze der Signalerkennung. Diese kritische Grenze war aber nicht vom verwendeten Degradationsband abhängig. Das 0-100 Hz Band stellte hier eine überraschende Ausnahme dar. Die Verhaltensdaten werden in Kapitel 4.1 diskutiert.

- *Wie wirkt sich die Degradation der Umbüllenden des Weibchengesanges auf dessen neuronale Repräsentation im auditorischen System aus?* Die Auswirkung der extrinsischen Degradation auf die neuronale Repräsentation, welche mittels einer Spiketrain-Metrik quantifiziert wurde, nahm von den Rezeptoren über die lokalen Interneurone zu den aufsteigenden Interneuronen ab. Hinsichtlich der Stärke der Auswirkungen gab es, den Verhaltensversuchen entsprechend, nur geringe Unterschiede zwischen den getesteten Degradationsbändern. Die durch die Signaldegradation induzierten Änderungen der Feuerrate waren allerdings von den getesteten Modulationsbändern abhängig. Wie sich diese Ergebnisse durch neuronale Filtermechanismen erklären lassen, wird in Kapitel 4.2 behandelt.

- *Welche Bedeutung hat das intrinsische Rauschen für die Degradation der neuronalen Repräsentation?* Die intrinsische Variabilität stieg von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen an und hatte einen erstaunlich hohen Anteil an den ermittelten Spiketrain-Distanzen. Der Vergleich der neuronalen Antworten verschiedener Stimulus-Ensembles zeigte allerdings, dass diese Variabilität zumindest auf Einzelzellebene kaum stimulusabhängig war. Inwieweit diese Ergebnisse den ursprünglichen Erwartungen entsprachen und mit den Daten früherer Untersuchungen übereinstimmen wird in Kapitel 4.3 besprochen.

- *Wie stark können die neuronalen Antworten, welche ein und denselben Stimulus repräsentieren, voneinander abweichen?* Die neurometrischen Schwellen, welche auf Basis der Spikemetrik-Analysen ermittelt wurden, lieferten teilweise eine gute Erklärung für die Verhaltensdaten. Die Ergebnisse und die Problematik der zugrunde liegenden Analyseverfahren werden in Kapitel 4.4 diskutiert.

- Haben die diversen Selektionsdrücke, welche im Rahmen der akustischen Kommunikation auf den Empfänger wirken, zu einer speziellen Anpassung des metathorakalen auditorischen Systems geführt? Durch die vergleichende Analyse der Antworteigenschaften vermutlich homologer Zelltypen von *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* kann diese Frage mit „Nein!“ beantwortet werden. Welche Implikationen dieses Ergebnis für die mögliche Reihenfolge der evolutiven Anpassungen von Sender und Empfänger haben kann, wird in Kapitel 4.6 diskutiert.

4.1 Die Auswirkungen der extrinsischen Degradation auf die Gesangserkennung

In den Verhaltensversuchen wurden die Antwortwahrscheinlichkeiten von Männchen auf einen stufenweise degradierten Weibchengesang ermittelt. Durch die Degradation der Umhüllenden des Gesanges mit sechs verschiedenen Modulationsbändern sollte getestet werden, ob sich jene Frequenzbereiche besonders auf die Signalerkennung auswirken, welche stärker mit der Umhüllenden des Originalgesangs (0-100 Hz) überlappten. Die Ergebnisse der Verhaltensexperimente zeigten überraschenderweise, dass dies nicht der Fall war: Die Verteilung der kritischen Degradationsstufen, bei welchen die Phonotaxis-Reaktion der Tiere auf 50% abfiel, wies für alle Bänder einen Gipfel zwischen -6 und 0 dB auf und auch Paarvergleiche zwischen den getesteten Bändern zeigten keine signifikanten Unterschiede (siehe Abbildung 3.2). Die Auswirkung der Signaldegradation auf die Gesangserkennung ist somit nicht abhängig davon, wie stark die störenden Amplitudenmodulationen mit den Fourier-Komponenten des Gesanges überlappen.

Eine Ausnahme stellte das Degradationsband 0-100 Hz dar, für welches bis auf drei der zwanzig getesteten Tiere keine eindeutigen Verhaltensabbrüche auftraten. Selbst der mit 9 dB verrauschte Stimulus war für die Mehrheit der Männchen noch attraktiv, obwohl die Kreuzkorrelation der Umhüllenden dieses Frequenzbandes den gleichen Abfall der Ähnlichkeit zum Originalgesang ergab wie dies auch bei Degradation mit andern Frequenzbändern der Fall war (Abbildung 3.4). Dieser Sonderfall scheint auf den ersten Blick darauf hinzudeuten, dass die Gesangserkennung für die Männchen von *Chorthippus biguttulus* über eine Frequenzanalyse der Umhüllenden erfolgen könnte, bei der die Phaseninformation der Frequenzkomponenten keine Rolle spielt. Genügend Energie zwischen 0 und 100 Hz scheint für eine positive Reaktion der Tiere ausreichend zu sein, unabhängig von der zeitlichen Struktur über den gesamten Stimulusverlauf.

Da in früheren Verhaltensexperimenten gezeigt wurde, dass drei Silben für die Gesangserkennung ausreichen (siehe (Ronacher und Krahe, 1998)), wurde eine Kreuzkorrelation zwischen drei Originalsilben und den degradierten Gesängen durchgeführt. Diese Analyse zeigte, dass durch die Degradation zufällig für die Männchen attraktive *zeitliche* Muster zustande gekommen sein könnten (Abbildung 3.7). Somit wären die Ergebnisse auch durch eine Erkennung auf der Zeitebene zu erklärbar. Dafür sprechen

auch die starken Schwankungen der Attraktivität zwischen den einzelnen Degradationsstufen und die hohe interindividuelle Variabilität (siehe Abbildung 3.3A). In ABBILDUNG 4.1 sind die Amplitudenspektren der Umhüllenden für das 0-100 Hz Degradationsband zusammengefasst.

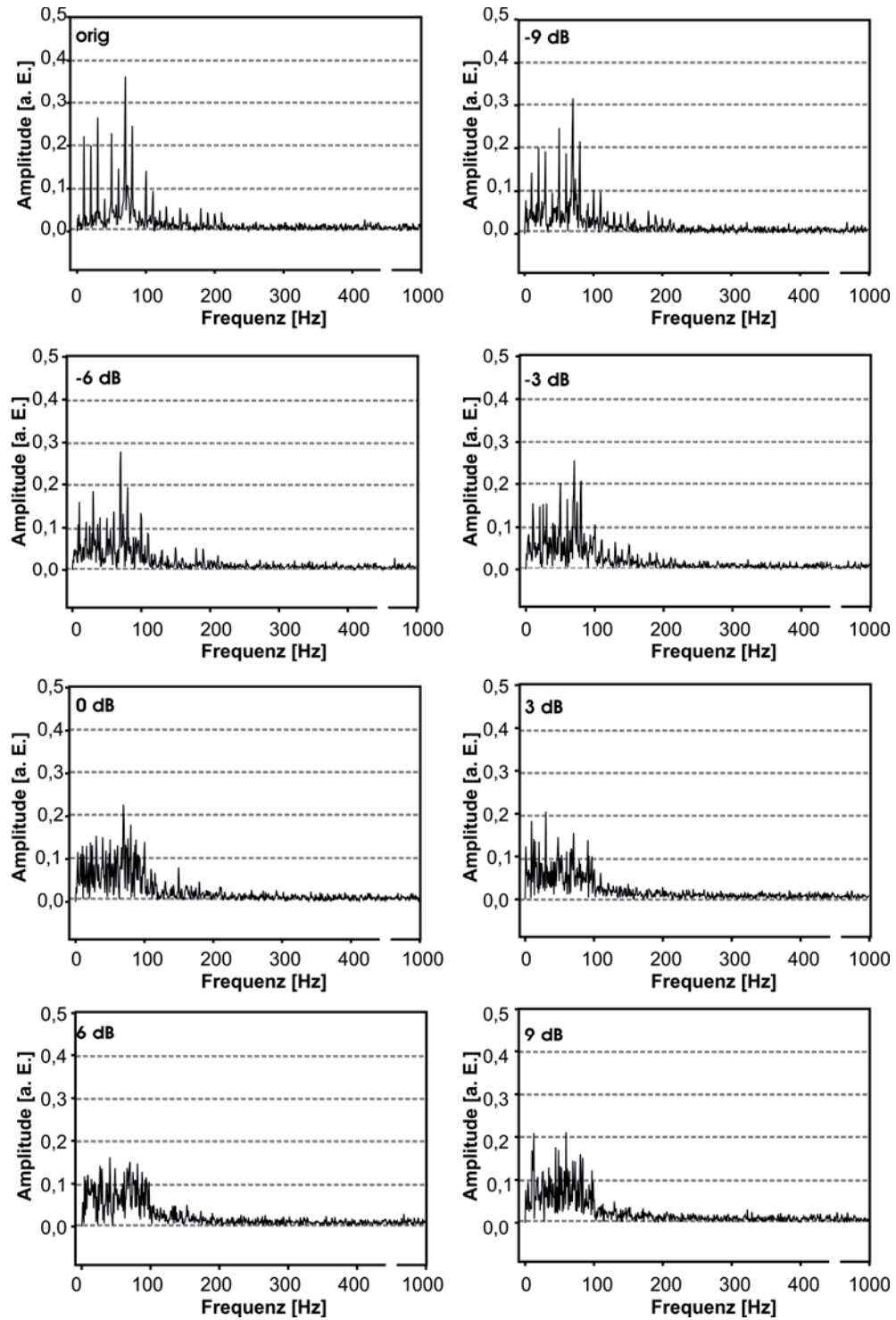


ABBILDUNG 4.1: AMPLITUDENSPEKTREN DES MIT 0-100 HZ DEGRADIERTEN GESANGES.

Würden die Gesänge in der Frequenzebene analysiert, könnte man erwarten, dass die Attraktivität mit steigender Degradation entweder sukzessive abfallen – da die Frequenzkomponenten des Originalgesangs ebenfalls abfallen – oder zumindest auf gleichem Niveau bleibt, da sich der Energiegehalt zwischen 0 und 100 Hz nicht ändert.

Falls die Tiere den Stimulus aber entsprechend des von Viemeister & Wakefield (Viemeister und Wakefield, 1991) vorgeschlagenem „multiple looks“ Modell über Aufmerksamkeitsfenster begrenzter Dauer abtasten, würde der degradierte Gesang nur in jenen Trials eine positive Reaktion hervorrufen, in welchen dieses Aufmerksamkeitsfenster gerade zufällig auf einen attraktiven Stimulusabschnitt trifft. Tieren, welche diesen Stimulusabschnitt „überhört“ hätten, würden den Gesang als unattraktiv bewerten. Die hohe interindividuelle Variabilität der Attraktivität (siehe ABBILDUNG 3.3A) ließe sich dadurch erklären, dass Tiere eine bestimmte Präferenz dahingehend haben, auf welchen Abschnitt des Gesanges gehört wird.

Die vorliegenden Verhaltensdaten sind also kein klarer Beweis dafür, dass die Phaseninformation der Frequenzkomponenten für die Männchen von *Chorthippus biguttulus* nicht wichtig ist. Diese Frage lässt sich nur dann eindeutig klären, wenn Experimente nach Schmidt et al. (Schmidt et al., 2008) auch an den Männchen von *Chorthippus biguttulus* durchgeführt werden. Durch Verhaltensexperimenten an Weibchen dieser Art konnte in dieser Studie gezeigt werden, dass die Tiere Kombinationen der ersten fünf (10-50 Hz) Frequenzkomponenten des Männchengesanges für dessen Erkennung benötigen. Höhere Modulationsfrequenzen werden aber durchaus wahrgenommen, was dadurch gezeigt werden konnte, dass die Attraktivität eines Gesanges stark vermindert wird, wenn eine 70 Hz Frequenzkomponente im Stimulus enthalten ist, durch welche Pulsücken entstehen (von Helversen und von Helversen, 1998). Änderungen der Phase für Frequenzen bis zu 40 Hz wirkten sich sehr stark auf die Attraktivität der Gesänge aus, weshalb für die Erkennung des Silben-Pausen-Musters eine Verarbeitung in der Zeitebene postuliert wurde (siehe auch (von Helversen und von Helversen, 1998)).

Die nicht signifikanten Unterschiede der Verhaltensabbrüche für die restlichen fünf Degradationsbänder stehen auf den ersten Blick im Gegensatz zu den Ergebnissen von Ronacher und Hofmann (Ronacher und Hoffmann, 2003), welche anhand von Verhaltensexperimenten zeigen konnten, dass sich amplitudenmoduliertes Rauschen je nach Frequenz durchaus unterschiedlich auf die Gesangserkennung der Männchen von *Chorthippus biguttulus* auswirken kann. Frequenzen zwischen 1,5 Hz und 5 Hz hatten einen ähnlichen bzw. sogar geringeren Einfluss wie unmoduliertes Rauschen. Lagen die Modulationsfrequenzen allerdings über 15 Hz sanken die bKDS allerdings signifikant ab, wobei der Einfluss von Frequenzen zwischen 100 und 150 Hz am stärksten war. Diese Studie unterscheidet sich jedoch in mehreren wesentlichen Punkten von den hier durchgeführten Experimenten. Zum einen wurden jeweils nur einzelne Modulationsfrequenzen und keine Rauschbänder getestet und es wurde ein weitaus niedrigerer Frequenzbereich untersucht. Die Frequenz, welche sich am wenigsten auf die Signalerkennung auswirkte, betrug lediglich 5 Hz. Die hohen kritischen Degradationsstufen, welche sich für diese Rauschfrequenz ergaben, könnten durch ‚dip-listening‘ erklärt werden (Buus, 1998): Bei einer Modulationstiefe von 100% sind die Tiere

bei sehr niedrigen Rauschfrequenzen wahrscheinlich in der Lage in den Modulations-Tälern Ausschnitte des Gesanges zu erkennen. Zum anderen wurden Rauschen und Gesang über zwei separate Lautsprecher präsentiert, wodurch die Gesangsumhüllende indirekt beeinflusst wurde (Bracewell, 1999). Durch die direkte Manipulation der Signalumhüllenden und die Verwendung von Frequenzbändern konnte der ‘dip-listening’ Effekt für die vorliegende Arbeit ausgeschlossen werden.

Welche neuronalen Ursachen der fehlende Unterschied zwischen verschiedenen Degradationsbändern haben könnte, soll in Kapitel 4.2.2 erörtert werden.

4.2 Die Auswirkungen der extrinsischen Degradation auf die neuronale Repräsentation

Durch intrazelluläre Ableitungen von Rezeptoren, lokalen und aufsteigenden Interneuronen sollte untersucht werden, wie sich die neuronale Repräsentation eines Signals durch die stufenweise Degradation der zeitlichen Struktur verändert. Um diese Veränderungen quantifizieren zu können, musste ein Maß für den Unterschied zwischen zwei Spiketrains angewendet werden. Hierfür wurde die Spike-Metrik nach van Rossum herangezogen, die schon in vielen verschiedenen neurophysiologischen Fragestellungen ihre Anwendung fand (Grewe et al., 2003; Machens et al., 2003; Narayan et al., 2007; Wohlgenuth und Ronacher, 2007). Der dieser Metrik zugrunde liegende Algorithmus faltet die beiden zu vergleichenden Spiketrains zunächst mit einem linearen Filter (z.B. Alphafunktion), dessen Breite über die Zeitkonstante τ festgelegt werden kann. Da es auch zwischen der betrachteten Zelle und einem nachgeschaltetem Neuron zu einer postsynaptischen Filterung der Spike-Antwort kommt, kann die angewendete Alphafunktion durchaus als Imitation eines postsynaptischen Potentials angesehen werden. Diese mögliche physiologische Interpretation stellt auch einen Vorteil gegenüber anderen Distanz-Metriken wie beispielsweise der Viktor-Purpura-Metrik dar. Bei der Viktor-Purpura-Metrik wird ein Spiketrain schrittweise in einen anderen Spiketrain überführt (Victor und Purpura, 1997). Das Löschen und Addieren von Spikes schlägt dabei jeweils mit einem Kostenpunkt von 1 zu Buche, während die Kosten des Verschiebens von Spikes abhängig von der Wahl eines Kostenfaktors q sind, welcher sich reziprok zur Zeitkonstante τ der Van Rossum Metrik verhält (Machens, 2002). Die beiden Distanzmetriken sind weitgehend äquivalent und Vergleichsstudien haben zu sehr ähnlichen Ergebnissen geführt (Houghton und Sen, 2008; Kreuz et al., 2007; Machens, 2002).

4.2.1 Vergleich zwischen den Verarbeitungsebenen

Über die Anstiegssteilheiten der Distanzkurven (siehe ABBILDUNG 3.10A) ließ sich der direkte Einfluss einer externen Degradation auf die neuronale Repräsentation eines Signals quantifizieren. Diese Anstiegssteilheiten wurden von den Rezeptoren über die lokalen zu den aufsteigenden Interneuronen immer geringer (siehe ABBILDUNG 3.10B-D). Die

Variabilität der Anstiegssteilheiten war dabei auch zwischen den Vertretern eines Zelltyps sehr groß (siehe ABBILDUNG 3.11). Während in früheren Studien oftmals innerhalb eines definierten Bereichs über der Schwelle gereizt wurde (z.B. 20% über der Schwelle, siehe (Vogel und Ronacher, 2007; Wohlgemuth, 2008)), wurde in dieser Studie in der Regel versucht bei 60 dB zu reizen was der Reizintensität der Verhaltensversuche entsprach. Diese Situation entspricht zwar vermutlich eher der Situation mit der ein sensorisches System in seiner natürlichen Umwelt konfrontiert ist, bedeutet allerdings gleichzeitig auch, dass die einzelnen Zellen in unterschiedlichen Bereichen ihrer Kennlinien gereizt wurden, was die hohe Variabilität zwischen den Zellen verursacht haben könnte. Da die Unterschiede zwischen Zellen, welche mit 60 dB getestet wurden allerdings ähnlich groß war, wie zu Zellen, welche mit höheren Intensitäten getestet wurden (siehe ABBILDUNG 3.11), können nicht ausschließlich Schwellenunterschiede für die hohe Variabilität verantwortlich gemacht werden. Ob sich die interindividuelle Variabilität der Neurone auch in einer Variabilität im Verhalten von Versuchstieren widerspiegelt, kann nur durch eine simultane Durchführung von elektrophysiologischen Versuchen und Verhaltensexperimenten nachgewiesen werden. Experimente dieser Art wurden zur Mustererkennung von Grillen durchgeführt (Schildberger und Hörner, 1988), liegen für *Chorthippus biguttulus* aber leider noch nicht vor.

Die geringen Anstiegssteilheiten der Distanzkurven von aufsteigenden Interneuronen könnten als Beleg für eine Rausch-Invarianz der Zellen dieser Verarbeitungsebene angesehen werden. Dabei darf jedoch die hohe intrinsische Variabilität dieser Zellen nicht außer Acht gelassen werden, welche die Auflösung feiner zeitlicher Merkmale akustischer Stimuli sicherlich limitiert. Die Abnahme der Anstiegssteilheiten auf höherer Verarbeitungsebene könnte somit auch auf die Zunahme der Antwortvariabilität zurückzuführen sein, durch welche die Unterschiede zwischen Spiketrains in Antwort auf verschiedene Degradationsstufen nicht mehr aufgelöst werden.

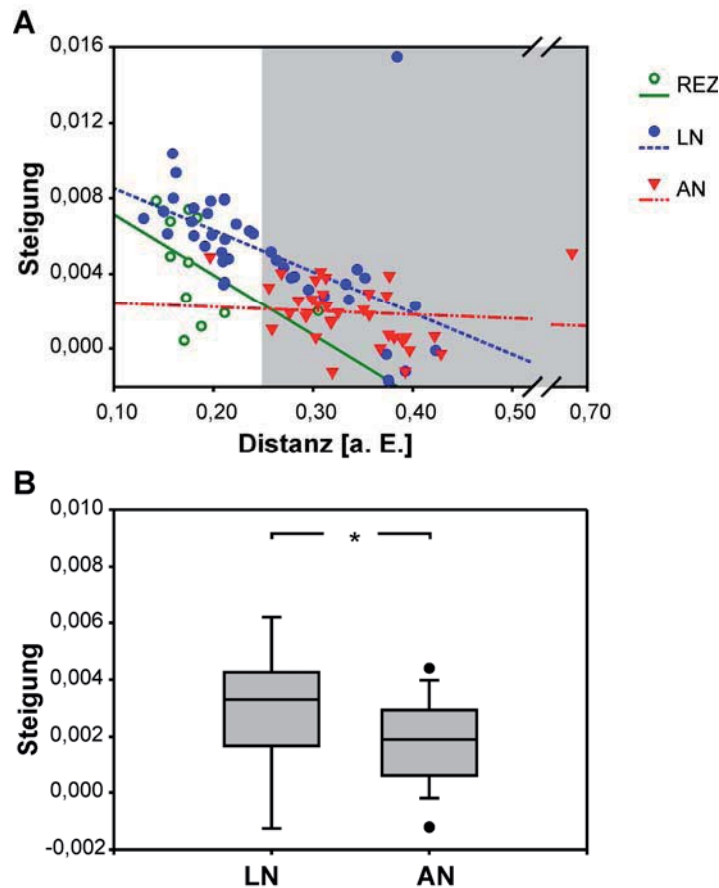


ABBILDUNG 4.2: ZUSAMMENHANG ZWISCHEN INTRINSISCHER VARIABILITÄT UND ANSTIEGSSTEILHEITEN.

A) Auf der Abszisse sind die intrinsischen Distanzen aufgetragen, die Ordinate zeigt die Anstiegssteilheiten der Distanzkurven. Zellen der drei untersuchten Verarbeitungsebenen sind durch verschiedene Symbole zusammengefasst (siehe Legende). Um den Einfluss der intrinsischen Distanz auszuschließen, wurden nur jene Zellen in die statistische Analyse miteinbezogen, welche ähnliche intrinsische Distanzen aufwiesen (siehe grau hinterlegter Bereich). B) Anstiegssteilheiten der Distanzkurven von lokalen und aufsteigenden Interneuronen mit ähnlichen intrinsischen Distanzen (siehe grauer Bereich in A; $Z = -1,961$; $p = 0,05$; Mann-Whitney-U-Test). Wurden die beiden Ausreisser in A weggelassen, wurde das Signifikanzniveau nur knapp verfehlt ($Z = -1,901$, $p = 0,057$; Mann-Whitney-U-Test).

Dass es zumindest auf Ebene der Rezeptoren ($r^2 = 0,251$; $p = 0,0025$) und lokalen Interneurone ($r^2 = 0,3240$; $p = 0,0026$) tatsächlich eine signifikant negative Abhängigkeit zwischen intrinsischen Distanzen und Anstiegsteilheiten gibt, soll ABBILDUNG 4.2 verdeutlichen (siehe auch Abbildung 6.18 in (Wohlgemuth, 2008)). Um zu prüfen, ob die signifikante Abnahme der Anstiegsteilheiten zwischen lokalen und aufsteigenden Interneuronen auf die Zunahme der intrinsischen Variabilität zurückzuführen ist, wurden nur die Steigungen von jenen Zellen dieser beiden Verarbeitungsebenen verglichen, welche einen ähnlichen Verteilungsbereich der intrinsischen Distanzen aufwiesen (0,25-0,7; siehe grauer Bereich in ABBILDUNG 4.2A). Diese eingeschränkte Analyse, in welche 18 lokale und 33 aufsteigende Interneurone eingingen, ergab erneut eine signifikante Abnahme der Anstiegsteilheiten zwischen diesen beiden Verarbeitungsebenen. Das Signifikanzniveau fiel allerdings wesentlich geringer aus als beim Vergleich über die Gesamtpopulation der untersuchten Zellen (ABBILDUNG 4.2B). Dennoch macht dieses Ergebnis deutlich, dass

die signifikante Abnahme der Anstiegsteilheiten nicht allein auf den Anstieg der intrinsischen Variabilität mit steigender Verarbeitungsstufe zurückgeführt werden kann, sondern dass auch lokale Interneurone, welche eine relativ hohe intrinsische Variabilität aufweisen, signifikant stärker durch die extrinsische Signaldegradation beeinflusst werden als aufsteigende Neurone. Der signifikant geringere Einfluss der Umhüllenden-Degradation auf Ebene der aufsteigenden Interneurone scheint somit tatsächlich auch Ausdruck sich ändernder Kodierungseigenschaften des Systems sein (siehe auch (Wohlgemuth, 2008)). Viele Zellen bilden den Stimulus nicht mehr präzise in ihrem Antwortmuster ab, wie das noch auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone der Fall war, sondern kodieren oftmals nunmehr distinkte Merkmale des Gesanges, wie beispielsweise Pausendauern, Silben-Onsets oder das Vorhandensein von Lücken (Creutzig et al., 2009; Krahe et al., 2002; Stumpner, 1988).

4.2.2 Vergleich des Einflusses verschiedener Degradationsbänder

Wie in den Verhaltensversuchen sollte auch auf neuronaler Ebene überprüft werden, ob sich die Störung der Umhüllenden mit zufälligen Amplitudenmodulationen, deren Frequenzen im Bereich der Fourier-Komponenten des Gesanges lagen, besonders stark auf die neuronale Repräsentation auswirkt. Die Stärke und die Art der Auswirkungen auf ein Neuron könnten dabei abhängig von dessen Filtercharakteristika für Amplitudenmodulationen sein. Diese Antworteigenschaft wird üblicherweise mittels Modulationstransferfunktionen gemessen. Die Raten-Modulationstransferfunktion (rMTF) charakterisiert die Abhängigkeit der Feuerrate einer Zelle von der Modulationsfrequenz des Stimulus. Untersuchungen mit sinusförmig-amplitudenmodulierten (SAM) Reizen an *Locusta migratoria* haben gezeigt, dass Rezeptoren und die Mehrheit der lokalen Interneuronen All-Pass rMTF's aufweisen, während viele der aufsteigenden Neurone Tief-Pass oder Band-Stopp Filter zeigen (Weschke und Ronacher, 2008; Wohlgemuth und Ronacher, 2007). Im oberen Graphen der ABBILDUNG 4.3 sind die Abbruchfrequenzen der rMTF Analysen von Sandra Wohlgemuth (2008) zusammengefasst. Die Abbruchfrequenz ist jene SAM-Frequenz, bei welcher die Feuerrate einer Zelle auf 10% der Rate in Antwort auf einen unmodulierten Stimulus abfällt.

Liegen die Frequenzkomponenten der Amplitudenmodulationen, mit welchen die Umhüllende des Gesangs degradiert wurden (ABBILDUNG 4.3, unterer Graph) jenseits dieser Abbruchfrequenz einer Zelle, könnte man erwarten, dass sich diese Modulationen kaum auf die neuronale Repräsentation des Originalsignals auswirken. Je geringer also die Übereinstimmung eines Degradationsbandes mit dem Filterbereich einer Zelle ist, umso geringer sollte auch die Auswirkung dieses Degradationsbandes auf deren neuronale Repräsentation sein. Nach ABBILDUNG 4.3 würde dies also bedeuten, dass sich die schmalen Frequenzbänder (0-100 Hz gefolgt von 100 – 200 Hz) am stärksten, die beiden breiten und das 100-500 Hz Band intermediär aber das 200-750 Hz Band am wenigsten stark auswirken sollten.

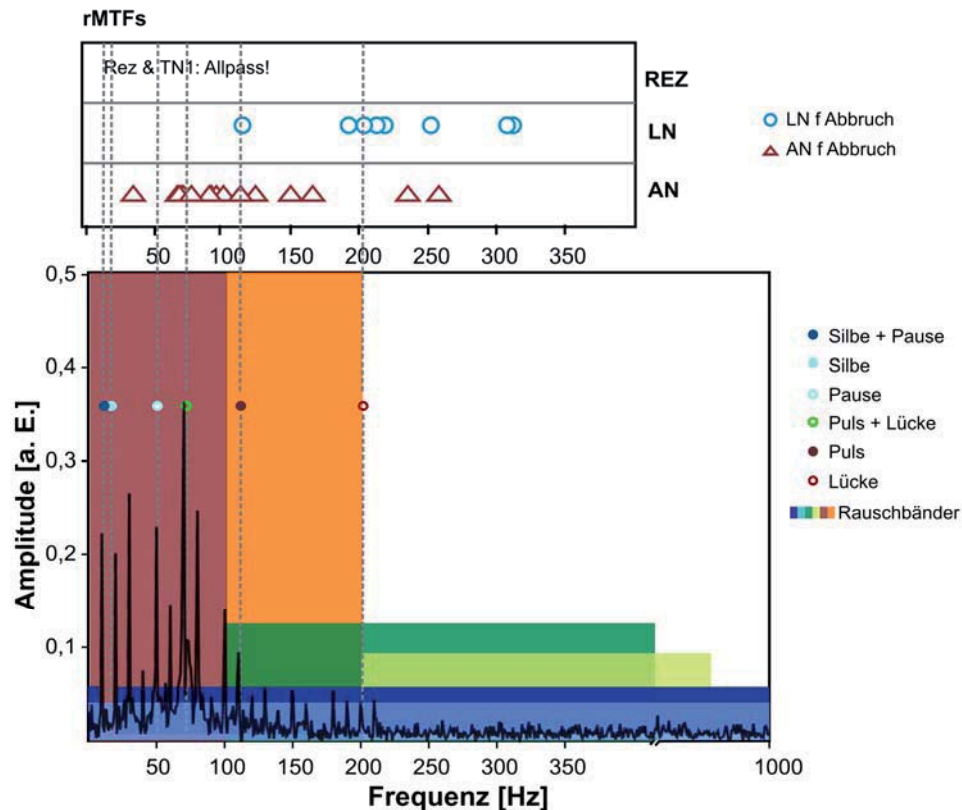


ABBILDUNG 4.3: VERGLEICH DER ABBRUCHFREQUENZEN DER RATENMODULATIONSTRANSFERFUNKTIONEN UND DER GETESTETEN DEGRADATIONSBÄNDER.

Oben: Die Abbruchfrequenzen der rMTF sind nach Wohlgemuth (Wohlgemuth, 2008) zusammengefasst. Unten: Die verwendeten Degradationsbänder sind schematisch als farbige Blöcke ins Amplitudenspektrum des Weibchengesangs eingezeichnet (siehe Inset).

Der Vergleich der Auswirkungen von Umhüllenden-Rauschen mit unterschiedlichem Frequenzgehalt zeigte allerdings, dass über die Population der untersuchten Zellen kein signifikanter Unterschied im Einfluss verschiedener Degradationsbänder zu finden war (siehe ABBILDUNG 3.14). Nur für den Einzelzell-Vergleich zwischen dem 0-1000 Hz und dem 0-100 Hz Degradationsband fand sich auf Ebene der lokalen Interneurone für die Mehrheit der Zellen ein signifikanter Unterschied dahingehend, dass sich das schmalere Frequenzband tatsächlich stärker auf die neuronale Repräsentation auswirkte. Auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone führte das 0-100 Hz Degradationsband ebenfalls mehrheitlich zu signifikant höheren Distanzverteilungen als das 100-200 Hz Band. Auf Ebene der aufsteigenden Interneurone waren wieder nur selten signifikante Unterschiede zwischen den getesteten Degradationsbändern zu finden, was wiederum mit den Ergebnissen der Verhaltensversuche übereinstimmt.

Während sich die *Stärke der Auswirkungen* verschiedener Degradationsbänder also mehrheitlich nicht wesentlich unterschied, gab es aber frequenzabhängige Unterschiede in der *Art der Auswirkungen*. Bei Verrauschung mit Frequenzen >100 Hz kam es auf Ebene der aufsteigenden Interneurone mehrheitlich zu einer signifikanten Abnahme der Feuerrate (siehe Abbildung 3.17 und Abbildung 3.18).

Um den Einfluss der Degradation auf die Maskierung der Silben und Pausen untersuchen zu können, wurden die Ratenunterschiede für Silben und Pausen separat quantifiziert.

Diese Analyse zeigte, dass die Feuerrate der Rezeptoren und lokalen Interneurone sich innerhalb der Silben meist nur sehr geringfügig änderte, wohingegen die Pausen durch zusätzliche Spikes stark maskiert wurden, was zu einer massiven Störung des Silben-Pausen Musters führte. Der Verlust dieses Merkmals könnte eine Schlüsselrolle für die Ablehnung des Gesanges darstellen (Ronacher und Krahe, 1998). Dabei muss allerdings betont werden, dass die Silben-Pausenstruktur in den neuronalen Repräsentationen von Rezeptoren und lokalen Interneuronen viel stärker beeinflusst wurde als in den Antworten der aufsteigenden Neurone. Für diese Verarbeitungsebene führte die Degradation mit hochfrequenten Amplitudenmodulationen auch zu einer Unterdrückung von Spikes in den Silbenantworten.

Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass störende Amplitudenmodulationen jenseits der Abbruchfrequenzen von Zellen, nicht einfach außerhalb deren Filterbereich liegen und somit keinen Einfluss auf die neuronale Repräsentation haben. Diese Modulationen können vielmehr zu einer Unterdrückung von informativen Spikes führen.

Dass bestimmte Modulationsfrequenzen, welche allein präsentiert kaum Aktionspotentiale auslösen, durchaus die Antworteigenschaften von Zellen beeinflussen können, sofern diese mit anderen, ‚effektiven‘ Modulationsfrequenzen präsentiert werden, konnte auch bei Zellen im visuellen Kortex nachgewiesen werden (Carandini et al., 1996). Ein ähnliches Phänomen ist auch beim AN4 der Feldheuschrecken zu finden: Dieses Neuron antwortet auf die Gesänge von einbeinig singenden Männchen mit stark abgesenkter Feuerrate, obwohl in diesem Gesang Modulationsfrequenzen enthalten sind, welche allein präsentiert eine rigorose Antwort auslösen würden (Wohlgemuth, 2008).

Zu den proximalen Ursachen dieser zeitlichen Filtereigenschaften gibt es viele verschiedene Modelle und Theorien. So könnten sie auf ein balanciertes Zusammenspiel von Exzitation und Inhibition zurückzuführen sein, welches bereits für diverse auditorische Systeme bei Vertebraten modelliert bzw. beschrieben wurden (Bürck und van Hemmen, 2009; Covey et al., 1996; Krishna und Semple, 2000). An den Ableitspuren von Zellen, welche eine starke Ratenabnahme bei den Antworten auf einen mit 0 – 1000 Hz degradierten Gesang zeigten, lässt sich eine Inhibition allerdings nicht direkt identifizieren (siehe Abbildung 4.4).

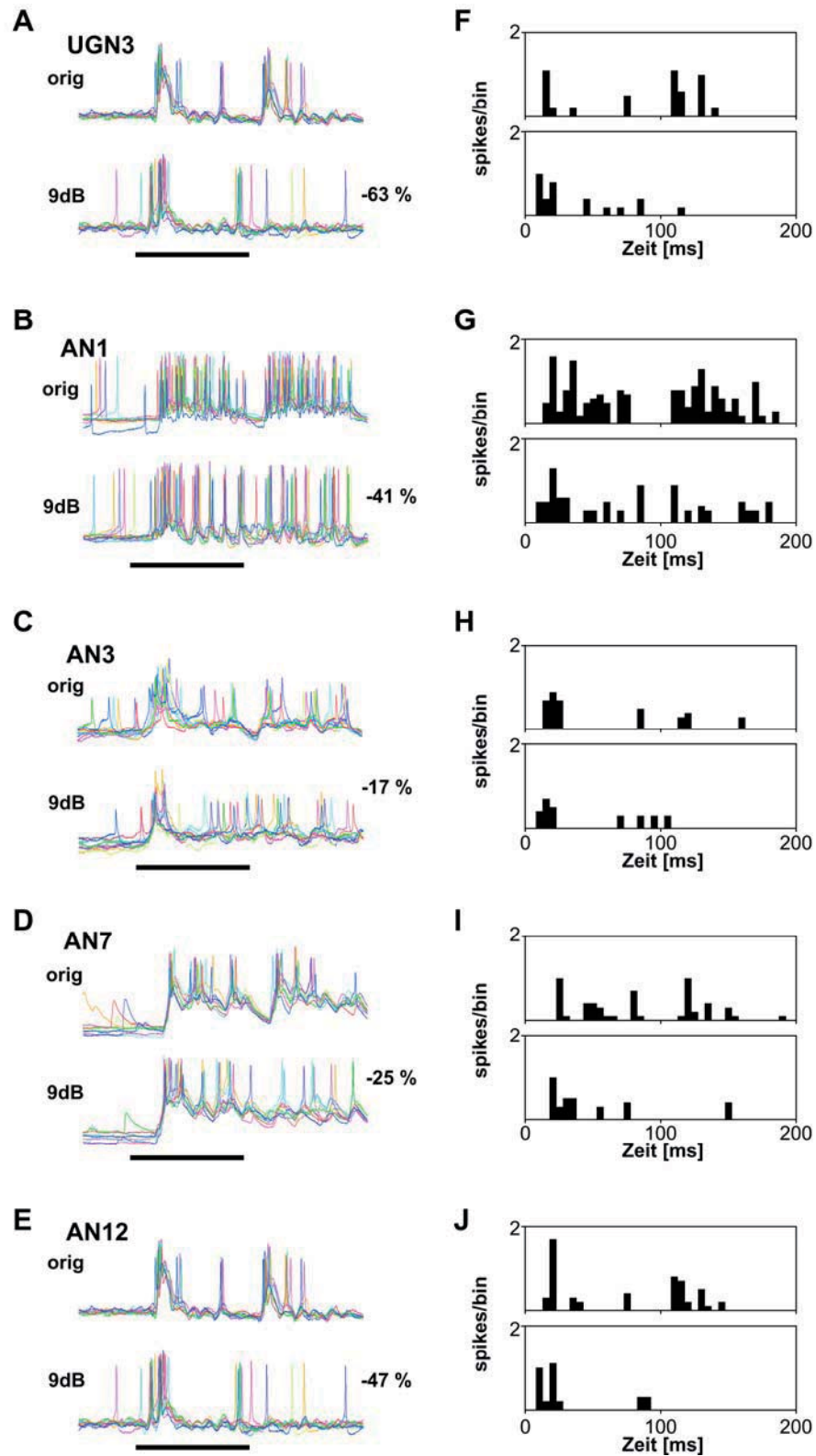


ABBILDUNG 4.4: ABLEITSPUREN UND PSTHS.

Die Antworten auf den Originalgesang sind jeweils in der oberen Spur, die Antworten auf den mit 9 dB degradierten Gesang in der unteren Spur dargestellt. A-E) Für jede Zelle sind zwei Silbenausschnitte der Antworten aus jeweils 10 Trials übereinander gelegt. (Balken = 100ms). F-J) PST-Histogramme. Klassenbreite = 5 ms. Anhand der Ableitspuren ist für keine dieser Zellen eine Inhibition zu erkennen.

Dies könnte daran liegen, dass die Filtereigenschaften dieser Zellen direkt von einem präsynaptischen Neuron übernommen worden sind. Dies wäre beispielsweise für das AN1 möglich, für welches eine Verbindung mit dem BGN1 nachgewiesen werden konnte (Franz, 2004; Marquart, 1985).

Eine weitere Möglichkeit wäre, dass die Tief- oder Bandpass-Eigenschaften mancher Zellen durch rein exzitatorische Mechanismen geformt werden. Im dorsalen Nucleus des lateralen Lemniscus (Yang und Pollak, 1997) und Colliculus inferior (Burger und Pollak, 1998) der Fledermaus *Pteronotus parnellii parnellii* fand man beispielsweise Neurone, welche Tiefpass rMTFs aufwiesen, deren Form sich auch nach Blockade der Inhibition nicht änderte. Dass auch rein exzitatorische Eingänge zur Formung der Eigenschaften eines Modulationsfilters ausreichen könnten, wurde anhand eines Modells von Hewitt und Meddis (Hewitt und Meddis, 1994) vorgeschlagen: Ein auslesendes Neuron mit Band-Pass rMTF wirkt in diesem Modell als Koinzidenzdetektor, welcher nur dann maximal feuert, wenn es einen synchronen Input mehrerer Zellen erhält. Dadurch könnten die übereinstimmenden Peaks der tMTFs mehrerer präsynaptischer Zellen in den rMTF-Peak des postsynaptischen Neurons umgewandelt werden. Dieses Modell kann auch den Übergang eines Band-Pass-Filters in einen All-Pass-Filter bei höheren Signalintensitäten erklären (Weschke und Ronacher, 2008).

Intrazelluläre Ableitungen von Neuronen des Torus semicircularis von *Eigenmannia* haben gezeigt, dass die Tiefpass-Filtercharakteristik in Antwort auf Amplitudenmodulationen durch passive Membraneigenschaften dieser Zellen zustande kommen (Fortune und Rose, 1997; Rose und Fortune, 1999).

Welche(r) der vorgestellten Mechanismen im auditorischen System der Feldheuschrecke zum tragen kommt, kann anhand der vorliegenden Daten leider nicht geklärt werden. Zum einen ist über die genaue Verschaltung zwischen lokalen und aufsteigenden Interneuronen und etwaige Unterschiede in den passiven Membraneigenschaften der Neurone nach wie vor relativ wenig bekannt. Zum anderen wäre die Untersuchung von Modulationstransferfunktionen vor und nach einer pharmakologischen Behandlung (z.B. mit GABA-Blockern wie Picrotoxin – siehe (Molina und Stumpner, 2005) notwendig.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass der Einfluss einer externen Signaldegradation auf die neuronale Antwort mit steigender Verarbeitungsebene abnimmt, wobei es auch zu einer Änderung der Auswirkungen dieser Signaldegradation kommt. Dies scheint abhängig davon sein, ob die Degradationsfrequenzen innerhalb oder außerhalb des Modulationsfilters der jeweiligen Zelle liegen. Auf der Ebene der Rezeptorzellen und lokalen Neuronen, für welche oftmals All-pass rMTFs nachgewiesen werden konnten, kam es überwiegend zu einer *Addition von nicht informativen Spikes*, vor allem durch die Maskierung der Silbenpausen. Auf Ebene der aufsteigenden Neuronen trat sowohl eine Maskierung der Silbenpausen und durch Degradation mit hochfrequenten Amplitudenmodulationen auch eine *Suppression informativer Spikes* in den Silben auf.

4.3 Intrinsisches Rauschen

Ein weiteres Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Antwortvariabilität der auditorischen Neurone zu untersuchen. Da es zwei unterschiedliche Faktoren gibt, welche sich auf die Gesamtvariabilität der neuronalen Antworten auswirken können, wurden insgesamt drei Variabilitätsmaße angewendet um diese Faktoren getrennt zu quantifizieren.

Die *Gesamtvariabilität* wurde mithilfe der Distanzmetrik von van Rossum quantifiziert. Dabei wurden vier verschiedene Zeitkonstanten ($\tau = 3, 5, 10, 100$ ms) verwendet. Bei Berechnung mit hoher zeitlicher Auflösung ($\tau = 3$ bis 10 ms), trugen sowohl zeitliche Ungenauigkeiten im Auftreten einzelner Spikes als auch Ratenunterschiede zu den intrinsischen Distanzen bei. Hier zeigte sich, dass die Antwortvariabilität von den Rezeptoren zu den aufsteigenden Interneuronen zunahm.

Für ein τ von 100 ms, bei welchem das zeitliche Auftreten der Spikes nicht mehr genau aufgelöst werden konnte, gab es zwar noch Unterschiede zwischen Rezeptoren und lokalen bzw. aufsteigenden Neuronen, zwischen den beiden höheren Verarbeitungsebenen verschwanden die Unterschiede allerdings (siehe ABBILDUNG 3.22). Vor allem der signifikante Anstieg der trial-to-trial Variabilität von den Rezeptoren zu den lokalen Interneuronen zeigt, dass die verschiedenen Rauschquellen, welche im auditorischen System zum Tragen kommen, eine Reduktion des Rauschens, die durch Mittelung über 60 Rezeptorzellen möglich wäre, überschatten (siehe aber (Covey und Casseday, 1991; Sabourin und Pollack, 2010)).

Zwischen den einzelnen Zelltypen zeichnete sich dabei vor allem auf Ebene der aufsteigenden Interneurone keine klare Abgrenzung hinsichtlich ihrer trial-to-trial Variabilität ab (ABBILDUNG 3.41, siehe dazu Diskussion in Kapitel 4.2.1). Die niedrigste intrinsische Distanz ($0,2$) wurde von einem AN1 erreicht. Dieses Ergebnis war relativ überraschend, da das AN1 einer der beiden Typen von richtungskodierenden Zellen ist von denen bislang angenommen wurde, dass sie Schallmuster nicht präzise abbilden (Stumpner und Ronacher, 1991; Vogel et al., 2005).

Die *zeitliche Präzision* der einzelnen Spikes wurde anhand eines Jitter Maßes berechnet. Dieses Maß leitete sich vom Rokem'schen Jitter-Maß ab, berücksichtigte aber auch die Tatsache, dass sich mit steigender Verarbeitungsebene auch die Interspike-Intervalle der neuronalen Antworten erhöhen (siehe Kapitel 2.4.5, (Rokem et al., 2006)). Die Berechnung des Jitters ergab auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone im Median einen Wert von $1,04$ ms bzw. $1,89$ ms ($0,35 - 1,9$ ms für Rezeptoren bei (Rokem et al., 2006)). Auf Ebene der aufsteigenden Interneurone war die Präzision mit einem Jitter von $10,55$ ms um fast eine Größenordnung geringer und wesentlich größer als die Jitter-Werte, die von Wohlgemuth mittels des Rokem'schen Jitter Maßes gemessen wurden ($1,2-1,5$ ms, (Wohlgemuth, 2008)). Diese Diskrepanz ist auf die Unterschiede in den angewendeten Analyse-Verfahren zurückzuführen. In die Auswertung von Wohlgemuth gingen nur jene Zellen mit ein, für welche innerhalb eines Zeitfensters von 5 ms ein Jitter ermittelt werden konnte (siehe Kapitel 2.4.5). Der Bereich der hier gemessenen Jitter-Werte stimmt gut mit dem Jitter der Spikelatenzen überein, welche im auditorischen Cortex von Ratten gemessen

wurden (1 -12 ms; (DeWeese et al., 2003), was zeigt, dass die hohen Jitter – Werte, die in der vorliegenden Arbeit für die aufsteigenden Interneurone gemessen wurden, durchaus physiologisch plausibel sein könnten.

Eine Variabilität im Bereich von wenigen Millisekunden, wie sie auch Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone zu finden ist, mag auf den ersten Blick sehr gering erscheinen. Da aber auch die Amplitudenmodulationen der Gesänge, die diese Tiere verarbeiten müssen, auf einer sehr kurzen Zeitebene variieren, könnte sich diese Variabilität tatsächlich limitierend auf die neuronale Repräsentation natürlicher Stimuli auswirken. Aber nicht nur für eine exakte zeitliche Abbildung, sondern auch für die Interaktion im neuronalen Netzwerk ist eine hohe zeitliche Präzision oftmals von enormer Bedeutung. So könnten für die Mustererkennung eventuell auch Koinzidenzdetektoren notwendig sein; z.B. bei der Umwandlung einer zeitbasierten Repräsentation eines Stimulus in eine ratenbasierte Repräsentation, wie sie in einem Modell von (Hewitt und Meddis, 1994) vorgeschlagen wurde. Auch der Generierung von Bursts, welche für die Kodierung bestimmter Stimulus-Features in Frage kommen (Eyherabide et al., 2008; Marsat und Pollack, 2007; Wohlgemuth, 2008) könnte eine lokale dendritische Koinzidenzdetektion zugrunde liegen (Stuart und Hausser, 2001).

Neben der zeitlichen Präzision ist auch die *Antwortverlässlichkeit*, welche sich in der Spikezahl-Variabilität widerspiegelt, von Bedeutung. Um diese Spikezahl-Variabilität zu quantifizieren wurde der Fano Faktor herangezogen, welcher eine der einfachsten Methoden um die Variabilität der neuronalen Antwort zu quantifizieren ist und bereits in verschiedenen Studien Anwendung fand (z.B. (DeWeese et al., 2003; Kara et al., 2000; Schütte et al., 2005; Vogel et al., 2005). Ähnlich der Distanzanalyse mit geringer zeitlicher Auflösung ($\tau = 100$ ms), ergab sich ein signifikanter Unterschied der Fano Faktoren zwischen Rezeptoren und lokalen bzw. aufsteigenden Interneuronen, jedoch kein Unterschied zwischen lokalen und aufsteigenden Interneuronen (ABBILDUNG 3.24). Dieses Ergebnis stimmt sowohl qualitativ als auch quantitativ mit den Daten früherer Studien überein (siehe Abb. 3D in (Vogel et al., 2005) und Abbildung 6.20 in (Wohlgemuth, 2008), was umso bemerkenswerter ist, als in allen drei Arbeiten ganz unterschiedliche Stimulusprotokolle zur Anwendung kamen.

Auswirkung der Feuerrate auf die intrinsische Variabilität

In mehreren Studien (Berry und Meister, 1998; Kara et al., 2000) konnte durch die Modellierung von Spiketrains nachgewiesen werden, dass durch die Einführung einer absoluten und relativen Refraktärzeit der Jitter und die Spikezahlvariabilität im Vergleich zu Poisson-Spiketrains substantiell verringert werden kann. In der Studie von Kara et al. (Kara et al., 2000) konnte zudem gezeigt werden, dass es zwischen mehreren Verarbeitungsebenen (retinale Ganglienzellen, Zellen des lateralen Kniehöckers und Zellen des V1) zu einer Zunahme des Fano Faktors kam, auch wenn die Spikerate für den Vergleich von Zellen konstant gehalten wurde. Dies ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass es von den retinalen Ganglienzellen zum V1 zu einer *Abnahme* der relativen Refraktärzeiten kommt. Eine Abnahme der Refraktärzeiten wurde in der auditorischen Bahn von Feldheuschrecken allerdings nicht gefunden (Vogel et al., 2005). Wenn der Vergleich zwischen den Verarbeitungsebenen ebenfalls auf Zellen mit annähernd gleichen

Feuerraten beschränkt wurde, blieben die signifikanten Unterschiede für die intrinsische Distanz und den Spiketrain Jitter erhalten (siehe ABBILDUNG 3.25). Somit können die Unterschiede in den Feuerraten zwischen den Verarbeitungsebenen die Abnahme der zeitlichen Präzision nicht erklären. Die Fano Faktoren von Zellen mit annähernd gleichen Feuerraten unterschieden sich allerdings nicht mehr signifikant zwischen den Verarbeitungsebenen, was gut mit früheren Ergebnissen übereinstimmt (Vogel et al., 2005). Im Gegensatz zur zeitlichen Variabilität scheint die Spikezahlvariabilität somit maßgeblich von der Feuerrate beeinflusst zu sein.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die zeitliche Präzision der Neurone von der Peripherie zu den höheren Verarbeitungsstufen abnimmt, während sich aber die Spikezahlvariabilität zumindest von den lokalen zu den aufsteigenden Interneuronen nicht weiter verändert. Die Zunahme der trial-to-trial Variabilität, welche man auch im visuellen (Kara et al., 2000; Reich et al., 1997) und auditorischen (Alder und Rose; Joris et al., 2004; Rhode und Greenberg, 1994; Rose et al., 1985) System von Vertebraten findet, führte oftmals zu der Hypothese, dass es mit steigender Verarbeitungsebene zu einer Transformation der sensorischen Information in einen Ratecode kommt. Die Gruppe der aufsteigenden auditorischen Neurone ist bei den Feldheuschrecken allerdings sehr heterogen und es gab sehr wohl auch Zellen, welche eine hohe zeitliche Präzision aufwiesen (z.B. AN1 mit 2,35 ms Jitter). Eine Raten-Transformation der auditorischen Information kann deshalb nicht als allumfassendes Konzept der auditorischen Verarbeitung der Feldheuschrecken angesehen werden.

Da vor allem auf Ebene der aufsteigenden Neurone aufgrund der physiologischen Heterogenität ihrer einzelnen Elemente von einem Populationskode auszugehen ist (Krahe et al., 2002; Stumpner und Ronacher, 1994; Stumpner und Ronacher, 1991; Vogel und Ronacher, 2007), stellt sich spätestens bei höheren Verarbeitungsstufen die Frage ob die trial-to-trial Variabilität für den Organismus überhaupt relevant ist. Ein auslesendes Neuron, auf welches eine Population von aufsteigenden Neuronen verschaltet ist, nutzt nicht unbedingt die wiederholte Repräsentation eines Stimulus (obwohl das bei der vorliegenden Signalredundanz eventuell auch möglich wäre), sondern verrechnet vermutlich den Input mehrerer aufsteigender Neurone miteinander. Populationscodes sind bereits für verschiedene sensorischen Systeme beschrieben worden. So wurden beispielsweise im primären auditorischen Kortex von Krallenaffen Populationen von Neuronen nachgewiesen, welche durch Koordination des relativen Auftretens der Aktionspotentiale mehrerer Zellen Information über die Art des Stimulus kodieren könnten. Diese Form eines Populationskodes ermöglicht es sogar Informationen über verschiedene Stimulustypen zu repräsentieren, auch wenn sich die mittlere Feuerrate der Zellen in Antwort auf verschiedene Stimuli nicht verändert (deCharms und Merzenich, 1996).

Auch im auditorischen System der Heuschrecken könnte nicht die trial-to-trial Variabilität, sondern die Variabilität der Antwortverhältnisse zwischen den Zellen der limitierende Faktor der Signalrepräsentation sein. Systeminterne Schwankungen können zu einer erhöhten trial-to-trial Variabilität führen, welche allerdings für ein postsynaptisches Neuron keine Rolle spielen muss, da es die instantanen Eingänge mehrerer Zellen vergleicht. In einer umfassenden Studie zur Konnektivität auditorischer Elemente im

Metathorakalganglion anhand von Doppelableitungen konnte Astrid Vogel tatsächlich nachweisen, dass für Zellpaare mit korrelierter Antwortaktivität die trial-to-trial Variabilität der Einzelzellen über der instantanen Variabilität des Zellpaares liegt (Vogel und Ronacher, 2007). Dieser Unterschied war über die gesamte Population allerdings nur schwach ausgeprägt, womit man davon ausgehen kann, dass zumindest die trial-to-trial Variabilität der Feuerrate eine gute Schätzung der Variabilität des Systems liefert (Vogel und Ronacher, 2007).

4.3.1 Abhängigkeit zwischen intrinsischer Variabilität und Stimulus-Eigenschaften

Wie bereits in einer Vielzahl von Studien nachgewiesen werden konnte, ist die Präzision und Verlässlichkeit eines Neurons oftmals sehr stark von der Dynamik des präsentierten Stimulus abhängig. Die Ergebnisse dieser Arbeiten zeigten mehrheitlich, dass modulierte Stimuli präzisere und verlässlichere Spikeantworten auslösen konnten als konstante Stimuli (Berry et al., 1997; de Ruyter van Steveninck et al., 1997; Mainen und Sejnowski, 1995), siehe aber (Warzecha und Egelhaaf, 1999; Warzecha et al., 2000). Dabei ist die Antwortvariabilität oftmals auch vom Frequenzgehalt der Stimulusfluktuationen abhängig. In vitro Ableitungen von Zellen des V1 haben beispielsweise gezeigt, dass Frequenzkomponenten im Gamma-Bereich (~40-70 Hz) verlässlichere und präzisere Spike-Antworten auslösen als langsamere Stimuli (Nowak et al., 1997), siehe auch (Mainen und Sejnowski, 1995). Diese Eigenschaft ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass bei langsameren Fluktuationen des Membranpotentials die Zelle länger braucht, um die AP-Schwelle zu erreichen, wodurch sich auch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens stochastischer Membranfluktuationen, welche Aktionspotentiale verzögern, verringern oder sogar verhindern können, erhöht (Nowak et al., 1997). Ein weiteres Indiz dafür sind stochastische Simulationen, welche gezeigt haben, dass es nicht die Anzahl an offenen Kanälen am Gipfel eines Aktionspotentials, sondern jene im Bereich der Schwelle ist, welche das zeitliche Auftreten desselbigen beeinflussen (Reyes et al., 1996).

Dieser Effekt scheint bei Reizung der sensorischen Peripherie erhalten zu bleiben. In einer Studie zu den Auswirkungen verschiedener Parameter eines akustischen Stimulus auf die zeitliche Präzision und Informationsrate von Rezeptorantworten bei *Locusta migratoria* konnte gezeigt werden, dass diese sehr stark von der Amplitude und zu einem gewissen Grad auch vom Frequenzgehalt der Amplitudenmodulationen abhingen (Machens et al., 2001; Rokem et al., 2006). Während die Zellen umso präziser antworteten, je größer die Amplitude der Stimulusfluktuation war, gab es für den Frequenzgehalt dieser Fluktuationen ein Optimum für Abbruchfrequenzen zwischen 200 und 400 Hz. Der Jitter hatte dabei einen starken negativen Einfluss auf den Informationsgehalt der neuronalen Repräsentation (Rokem et al., 2006).

Auch in der vorliegenden Arbeit ergab die Analyse der Stimulusabhängigkeit der intrinsischen Variabilität, mehrheitlich eine geringere Variabilität der Antworten auf den Originalgesang, dessen Amplitudenmodulationen vor allem zwischen 0-100 Hz lagen (siehe ABBILDUNG 3.28. und ABBILDUNG 5.6). Da die Degradation mit 0-100 Hz entweder keine Veränderung der intrinsischen Variabilität bewirkte bzw. sich diese für die

aufsteigenden Interneurone sogar signifikant verringerte, ist diese mittlere Zunahme der intrinsischen Variabilität vor allem auf die hochfrequenten (>100 Hz) Komponenten des Umhüllenden-Rauschens zurückzuführen. Der intraindividuelle statistische Vergleich der intrinsischen Variabilität zwischen dem Originalgesang und den einzelnen Degradationsstufen brachte allerdings für die Mehrheit der Zellen keine signifikanten Unterschiede (ABBILDUNG 3.27). Aus diesem Grund kann bezweifelt werden, dass die stimulusabhängigen Veränderungen der intrinsischen Variabilität tatsächlich systemrelevant sind.

4.3.2 Vergleich zwischen dem Einfluss extrinsischen und intrinsischen Rauschens

Die niedrigen Verhältnisse aus extrinsischer zu intrinsischer Distanz (<2 ; siehe Abbildung 3.6) zeigten, dass der Beitrag der externen Signaldegradation zu den Spiketrain-Distanzen im Vergleich zur intrinsischen Variabilität relativ gering war. Für mehr als 90% der Rezeptoren und lokalen Interneurone nahmen die Spiketrain-Distanzen zwischen den Antworten auf den Originalgesang und die höchste Degradationsstufe um weniger als das zweifache zu. Das Verhältnis war auf Ebene der aufsteigenden Neurone noch geringer ($<1,5$, siehe ABBILDUNG 3.12). Dieses Ergebnis bedeutet jedoch nicht zwangsläufig, dass die intrinsische Variabilität über das extrinsische Rauschen *dominiert*. Wäre dies der Fall, so können die Unterschiede zwischen den Stimuli, welche sich durch die zunehmende Signaldegradation ergeben, aufgrund der hohen trial-to-trial Variabilität nicht aufgelöst werden (siehe auch (Grewe et al., 2003)). Dies soll anhand einer Unterscheidbarkeitsanalyse verdeutlicht werden. Basierend auf den Distanzen wurde ein unüberwachter Klassifikationsalgorithmus (Machens, 2002) angewendet, welcher die Unterscheidbarkeit zwischen einzelnen Stimuli auf Grundlage der neuronalen Antworten quantifiziert. Eine zuverlässige Unterscheidbarkeit ist nur dann gegeben, wenn die neuronalen Antworten auf ein und denselben Stimulus zueinander ähnlicher sind, als auf zwei verschiedene Stimuli. Dies wiederum kann nur dann der Fall sein, wenn stimulus-induzierte Unterschiede in der neuronalen Repräsentation größer sind als Unterschiede aufgrund der intrinsischen Variabilität. In Abbildung 4.5 sind die prozentualen Unterscheidbarkeiten der Antworten auf den Originalgesang und der Antworten auf den mit 9 dB verrauschten Gesang (0-1000 Hz) aufgetragen. Würde das intrinsische Rauschen einer Zelle über die externe Signaldegradation dominieren, würde man eine sehr niedrige Zuordnungsleistung im Bereich des 12,5% Zufallsniveaus ($1/8$ Stimuli) erwarten, was allerdings nur für sehr wenige Zellen zutraf.

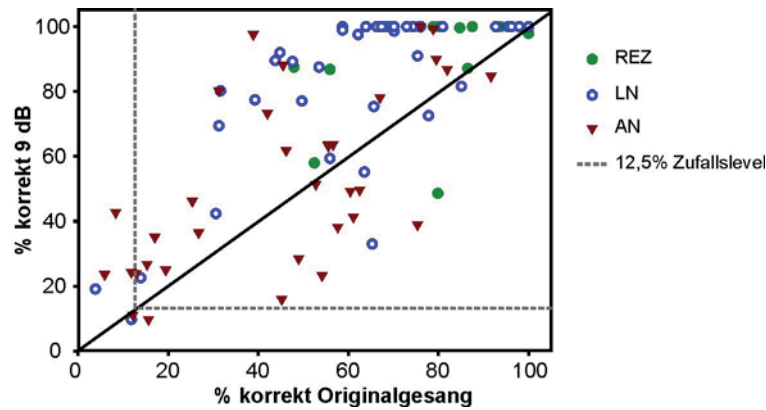


ABBILDUNG 4.5: STIMULUS-UNTERSCHIEDBARKEIT.
Korrelation zwischen der prozentualen Unterscheidbarkeit der Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang (Abszisse) und auf 9 dB Signaldegradation (Ordinate).

Des Weiteren waren für alle Verarbeitungsebenen Exemplare vorhanden, für welche sogar eine maximal mögliche Zuordnung von 100% erreicht wurde. Für die Mehrheit der Zellen wurde für die Antworten auf den mit 9 dB degradierten Gesang höhere Prozentwerte erreicht (REZ: 11/13; LN: 37/42; AN: 22/34). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Antworten auf den Originalgesang noch relativ häufig mit den Antworten auf die ersten Degradationsstufen verwechselt wurden.

4.4 Die Bestimmung neurometrischer Schwellen zum Vergleich von Verhaltensantworten und neuronalen Antworten

Mit der Metrik-Analyse konnte gezeigt werden, dass sowohl intrinsisches als auch extrinsisches Rauschen zur Variabilität der Antworten auditorischer Neurone beitrugen. Doch wie stark dürfen Spiketrains, welche denselben Stimulus repräsentieren, aufgrund des Einflusses von extrinsischem und intrinsischem Rauschen voneinander abweichen ohne dass es zu einer unterschiedlichen Wahrnehmung oder Bewertung eines Stimulus kommt? Diese Frage ließ sich nur über einen direkten Vergleich der neuronalen und der Verhaltensantworten klären. Zu diesem Zweck wurden zwei verschiedene Verfahren angewendet, um neurometrische Schwellen für jede einzelne Zelle zu ermitteln, welche dann mit den Verhaltensschwellen verglichen wurden.

Die Erkennung und Bewertung der Gesänge findet im Oberschlundganglion statt (Bauer und Helvesen, 1987; Ronacher et al., 1986), wo die von den aufsteigenden Interneuronen übertragene Information mit irgendeiner Form eines angeborenen Auslösemechanismus abgeglichen werden muss. Da man über die Physiologie und Morphologie der auditorischen Neurone im Gehirn bislang allerdings noch nicht sehr viel weiß, kann an dieser Stelle auch über die zugrunde liegenden neuronalen Mechanismen dieses angeborenen Auslösemechanismus nur spekuliert werden (siehe aber (Kutzki und Ronacher, 2009)). Die

Signalerkennung hat eine enorm hohe Relevanz für den Paarungserfolg der Männchen. Somit sollten die Tiere Gesänge nicht einfach deshalb ablehnen, weil deren neuronale Repräsentation aufgrund der intrinsischen Variabilität der aufsteigenden Neurone von einer internen Vorlage abweicht. Die intrinsische Variabilität der Neurone sollte deshalb einen Akzeptanzbereich um diese interne Vorlage definieren.

Diesen Annahmen folgend wurde zunächst ein Verfahren gewählt, über welches bestimmt wurde, ab welcher Degradationsstufe sich die Verteilungen der extrinsischen Distanzen signifikant von der Verteilung intrinsischer Distanzen unterschieden. Ab dieser Degradationsstufe war die stimulusinduzierte Veränderung der Spiketrains größer als die durch intrinsisches Rauschen verursachte „trial-to-trial-Variabilität“. Für die Mehrheit der Rezeptoren traf dies ab einer Degradationsstufe von -3 dB zu (ABBILDUNG 3.29). Ab dieser Degradationsstufe fiel auch die Verhaltensantwort der Mehrheit der Tiere unter 50%. Für die lokalen Interneurone wurde eine zuverlässige Unterscheidung zwischen Original- und degradierten Spiketrains mehrheitlich erst ab 0 dB möglich. Die Tatsache, dass in die Häufigkeitskurve dieser Verarbeitungsebene bereits verschiedene Zelltypen einfließen, führte auch zu einem geringeren Anstieg. Auf Ebene der aufsteigenden Interneurone konnte nur für 26,5% der Zellen eine signifikante Unterscheidung zwischen dem Originalgesang und dem am stärksten degradierten Gesang getroffen werden. Für die Mehrheit dieser Zellen resultierte also auch die stärkste extrinsische Degradation (9dB) des Signals nicht in Spiketrains, welche sich zuverlässig von den Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang unterscheiden ließen.

Aus diesem Grund wurde ein weiteres, sensitiveres Verfahren zur Ermittlung neuronaler kritischer Degradationsstufen angewendet. Dieses Verfahren basierte auf einem informationsbasierten Clusteralgorithmus (Slonim et al., 2005) welcher im Gegensatz zu dem statistischen Verfahren die gesamte Distanzmatrix heranzog um eine Klassengrenze zwischen Spiketrains festzulegen. Die anhand dieser Analyse gewonnenen nKDS der Rezeptoren lagen hauptsächlich zwischen -6 und 3 dB, für die lokalen Interneurone war dieser Bereich um 3 dB zu höheren Degradationsstufen verschoben. Für die Mehrheit der aufsteigenden Interneurone lagen die nKDS zwischen -9 und 0 dB. Die neurometrischen Schwellen der aufsteigenden Interneurone, welche über den Klassifikationsalgorithmus ermittelt wurden, konnte somit den Anstieg der bKDS in diesem Degradationsbereich gut erklären (siehe Abbildung 3.32).

Die Ergebnisse der prozentualen Unterscheidbarkeit und der Clusteranalyse unterschieden sich in mehreren Punkten voneinander, welche durch die Zusammenfassung in ABBILDUNG 4.6 verdeutlicht werden sollen:

1. Durch die Clusteranalyse konnte auf allen Verarbeitungsebenen für mehr Zellen eine nKDS ermittelt werden als dies durch das Unterscheidbarkeitsverfahren möglich war. Vor allem für die aufsteigenden Interneurone, deren hohe Rauschtoleranz sich in den flachen Distanzkurven widerspiegelte, konnte mittels Unterscheidbarkeitsanalyse nur für sehr wenige Zellen ein signifikanter Unterschied zwischen der intrinsischen und den extrinsischen Distanzverteilungen ermittelt werden.

2. Für die Rezeptoren und die lokalen Interneurone war der Bereich des steilsten Anstiegs der nKDS der Clusteranalyse um etwa 3 dB zu höheren Degradationsstufen verschoben.
3. Entsprechend der Clusteranalyse wurde für die aufsteigenden Interneurone die kritische Degradationsstufe im Mittel früher erreicht als für die lokalen Interneurone.

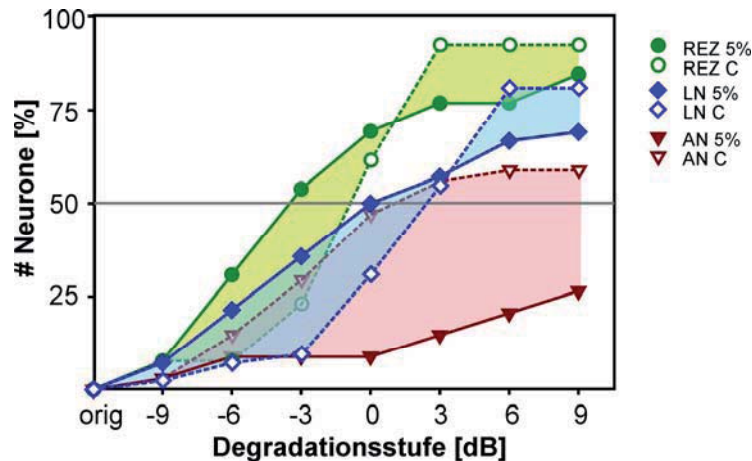


ABBILDUNG 4.6 ZUSAMMENFASSUNG DER NKDS AUS UNTERSCHIEDBARKEITSVERFAHREN UND CLUSTERANALYSE.

Die Abszisse zeigt die Degradationsstufen [in dB], die Ordinate die Anzahl der Zellen in [%]. Die Durchgezogenen Linien (geschlossene Symbole), zeigen die nKDS der Unterscheidbarkeitsanalyse. Die gestrichelten Linien (offene Symbole) zeigen die nKDS der Clusteranalyse. Der Unterschied in den Ergebnissen soll durch die farbigen Flächen verdeutlicht werden.

Um diese Diskrepanz verstehen zu können, soll in ABBILDUNG 4.7 anhand von zwei lokalen Interneuronen nochmals der Unterschied zwischen beiden Verfahren verdeutlicht werden. Verallgemeinert kann gesagt werden, dass anhand der Unterscheidbarkeits-Analyse nach signifikanten Unterschieden zwischen der Verteilung intrinsischer Distanzen in Antwort auf den Originalgesang und der Verteilungen extrinsischer Distanzen gesucht wurde. Hierfür wurde nur die äußerste Spalte der Distanzmatrix herangezogen, die restlichen Distanzen, welche sich aus dem Vergleich der Spiketrains zwischen den Degradationsstufen ergaben, aber nicht berücksichtigt (ABBILDUNG 4.7A). Die Ergebnisse entsprachen dabei der Abnahme der Anstiegsteilheiten der Distanzkurven mit steigender Verarbeitungsebene (siehe Abbildung 3.10). Der Clusteralgorithmus hingegen suchte nach markanten Änderungen der Distanzen innerhalb der *gesamten* Distanzmatrix (ABBILDUNG 4.7B), wobei hierfür weder das Ausmaß der intrinsischen Distanz allein noch die absolute Zunahme der extrinsischen Distanzen allein eine Rolle spielen.

Diese Änderungen können dabei prinzipiell auf verschiedene Arten zustande kommen. Einerseits könnte es durch die Signaldegradation so lange zu einer kontinuierlichen Degradation der neuronalen Repräsentation kommen, bis die Zelle keine Merkmale des Originalgesanges mehr aus dem Rauschen extrahieren kann. Ab diesem Punkt würde der Anstieg der Distanzen somit in eine Sättigung kommen. Diese Form der Änderung der neuronalen Repräsentation trifft auch auf das TN1 in ABBILDUNG 4.7A zu. Für diese

Zelle kam es zu einem kontinuierlichen Anstieg der Spiketrain-Distanzen, bis ab 6 dB die Distanz nochmals stark anstieg und eine Sättigung erreicht wurde. Die Spiketrains der ersten 5 Degradationsstufen bilden gemeinsam mit den Antworten auf den Originalgesang eine Klasse, welche sich durch geringere Distanzen zwischen den Spiketrains auszeichnet und von den letzten beiden Degradationsstufen abgrenzte. Der Clusteralgorithmus setzte an diese Stelle die Klassengrenze, ein signifikanter Unterschied in den Distanzkurven wurde allerdings schon eine Degradationsstufe früher verzeichnet (siehe Inset unterhalb der Distanzmatrix).

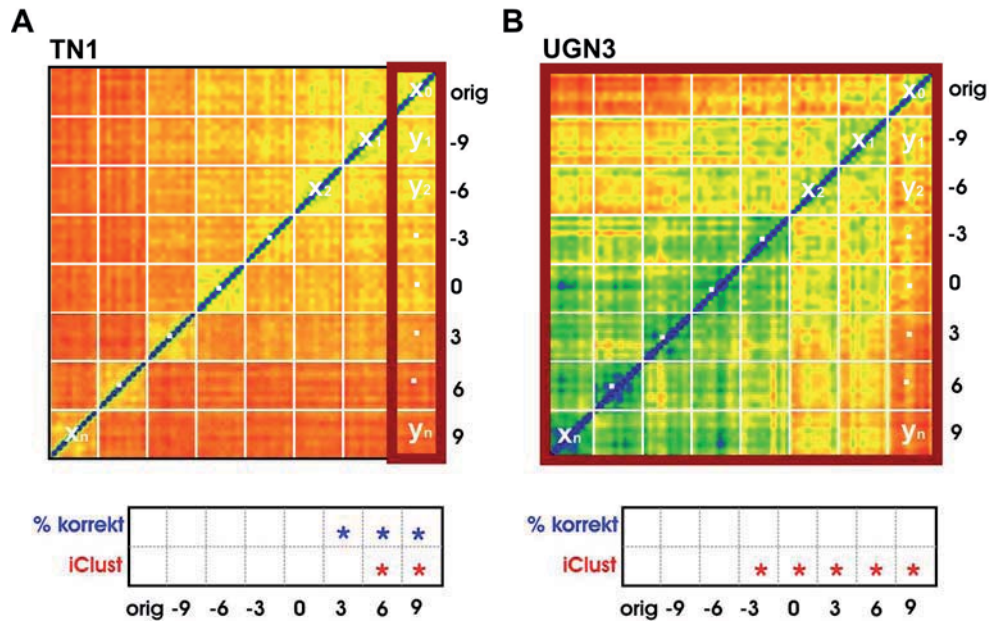


ABBILDUNG 4.7 UNTERSCHIED ZWISCHEN DEN VERFAHREN ZUR ERMITTLUNG EINER NEURONALEN KDS.

Zusammenfassung der Distanzwerte, welche sich durch den paarweisen Vergleich aller Spiketrains ($\tau = 5\text{ms}$) ergaben. Die getesteten Degradationsstufen sind rechts neben der Matrix aufgetragen. Am rechten oberen Ende sind die Vergleiche zwischen Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang aufgetragen (x_0). x_n fasst die Paarvergleiche der Antworten auf 9 dB zusammen. Die Quadrate entlang der äußersten rechten Spalte zeigen die Distanzwerte aufgrund externer Signaldegradation (z.B. y_1 : Distanzen zwischen Spiketrains in Antwort auf den Originalgesang und Spiketrains der ersten Degradationsstufe). Distanzen sind von blau (geringe Distanz) zu rot (hohe Distanz) farbkodiert. A) Distanzmatrix eines TN1. B) Distanzmatrix eines UGN3. Während für die Unterscheidbarkeitsanalyse nur die äußerste rechte Spalte der Distanzmatrix herangezogen wird (roter Rahmen in A), benötigt der Clusteralgorithmus die gesamte Distanzmatrix als Input (roter Rahmen in B). Eine etwaige Klassenbildung zwischen degradierten Spiketrains kann anhand der Unterscheidbarkeitsanalyse somit nicht detektiert werden.

Für das UGN3 zeigte sich allerdings ein gegensätzliches Bild. Für diese Zelle waren die Spiketrains bis zu einer Degradationsstufe von -3dB relativ unähnlich zueinander, ab dieser Verrauschungsstufe wiesen die Antworten untereinander allerdings relativ geringe Distanzen auf, was in erster Linie auf eine verminderte Feuerrate ab dieser Degradationsstufe zurückzuführen war. Die Information über diese Ähnlichkeit der Spiketrains der letzten 5 Degradationsstufen zueinander ging allerdings bei der Betrachtung der äußersten Spalte der Distanzmatrix (d.h. dem Vergleich der Spiketrains des Originalgesangs mit allen anderen Spiketrains) verloren. Eine Klassenbildung zwischen

degradierten Spiketrains konnte anhand der prozentualen Unterscheidbarkeit somit nicht detektiert werden - für diese Zelle wurde somit kein signifikanter Unterschied ermittelt. Der Clusteralgorithmus beachtet hingegen auch die Gruppierungen der degradierten Spiketrains innerhalb der Distanzmatrix – die Klassengrenze wurde zwischen -6 und -3 dB festgelegt. Eine Änderung der Kodierungseigenschaften mit höherer Verarbeitungsebene, welche für die auditorische Verarbeitung von Feldheuschrecken postuliert wurde (Vogel et al., 2005; Vogel und Ronacher, 2007; Wohlgemuth und Ronacher, 2007), könnte auch zu einer unterschiedlicher Eignung beider Verfahren für verschiedene Verarbeitungsebenen führen. Der lineare statistische Ansatz könnte besser für die Rezeptoren und andere, rezeptorähnlich antwortende Zellen geeignet sein, welche den zeitlichen Verlauf eines akustischen Reizes einfach kopieren und somit auch die sukzessive Signaldegradation linear widerspiegeln. Die Clusteranalyse könnte sich hingegen besser für die aufsteigenden Interneurone eignen. Diese Zellen weisen in der Regel eine höhere trial-to-trial Variabilität bei gleichzeitig niedrigen Steigungen der Distanzkurven auf, wodurch der statistische Ansatz zur Bestimmung einer neurometrischen Schwelle nicht ausreicht. Gleichzeitig findet für diese Zellen jedoch oftmals eine komplexere Klassenbildung der neuronalen Antworten auf einzelne Stimuli statt, welche durch eine Clusteranalyse erfasst werden können (Wohlgemuth, 2008).

Die Spikemetrik gewichtet jeden Spike unabhängig davon, welches Stimulusmerkmal dieser repräsentiert. Dies muss aber in einem auslesenden Neuron nicht unbedingt der Fall sein. So könnten beim Abgleich des Einganges mit irgendeiner Form eines internen Templates durchaus gewisse postsynaptische Potentiale vernachlässigt werden. Aus Verhaltensversuchen ist beispielsweise bekannt, dass manche Merkmale des Gesanges (Balakrishnan et al., 2001; von Helversen und von Helversen, 1997) sich stärker auf die männliche Attraktivität auswirken können als andere. Durch die Analyse einzelner Antwortkomponenten sollte dieser Problematik Rechnung getragen werden. Die direkte Methode der Wahl wäre hier eigentlich der Vergleich der Anstiegssteilheiten für die einzelnen Gesangskomponenten gewesen. Es stellte sich jedoch heraus, dass der Anstieg der Onset-Distanzkurven im Gegensatz zu den Distanzkurven in Antwort auf den gesamten Gesang vor allem für tonisch antwortende Zellen oft nicht linear war. Für diese Zellen blieb die Distanzkurve für die ersten Degradationsstufen eher flach, um danach sehr steil anzusteigen. Daher war ein direkter Vergleich der Anstiegssteilheiten nicht möglich. Deshalb sollte durch den Vergleich der neurometrischen Schwellen untersucht werden, ob sich die Signaldegradation auf einzelne Antwortkomponenten verschieden stark auswirkte. Dazu wurden die latenzkorrigierten, isolierten Antworten auf die Pausen, die Silben und die Silben-Onsets untersucht. Sowohl die Unterscheidbarkeitsanalyse als auch die Clusteranalyse zeigten, dass auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneuronen die Antworten auf Silben-Onsets im mittel robuster gegen Signaldegradation waren als die Antworten auf die Pausen (ABBILDUNG 3.34). Dieses Ergebnis ist vor allem deshalb bemerkenswert, da im Gegensatz zu den Männchengesängen, der Silben-Onset der Weibchengesänge nicht sehr stark akzentuiert ist. Allerdings stimmten vor allem die Klassengrenzen der Pausen-Antworten sehr gut mit den kritischen Degradationsstufen aus den Verhaltensversuchen überein. Auf Ebene der aufsteigenden Interneuronen gab es für

die Diskriminationsanalyse der einzelnen Gesangskomponenten allerdings kaum Unterschiede. Die Clusteranalyse zeigte sogar, dass die Antworten auf die Pausen weniger stark durch das Rauschen beeinflusst wurden. Welche Gesangskomponenten am wichtigsten für die Mustererkennung der Tiere sind, kann anhand der vorliegenden neurometrischen Analysen deshalb nicht abschließend geklärt werden. Die beste Möglichkeit hierfür wären Playback Experimente mit Gesängen, bei denen spezifisch einzelne Gesangskomponenten degradiert werden. Experimente dieser Art sind bereits in Arbeit (Krämer und Ronacher, 2009).

Auch Mithilfe des Clusteralgorithmus konnte für 40% der aufsteigenden Neurone kein nKDS ermittelt werden. Dafür könnte es mehrere Gründe geben. Zum einen könnten diese Zellen einfach so robust gegen extrinsisches Rauschen sein, dass ihre neurometrische Schwelle jenseits der getesteten Degradationsstufen liegt. Es könnte sich aber auch um Zellen handeln, die nicht das Muster eines Stimulus repräsentieren, sondern beispielsweise dessen Richtung (Stumpner und Ronacher, 1994). Gegen diese Hypothese spricht aber die Tatsache, dass von den richtungskodierenden Zellen (AN1 und AN2), die untersucht wurden, sowohl Exemplare gefunden wurden, für welche ein nKDS bestimmt werden konnte, für andere wiederum nicht.

Eine weitere Möglichkeit wäre, dass diese Zellen bestimmte Aspekte des Stimulus innerhalb eines Populationskodes repräsentieren der keine stimulusinduzierten Einzelzellantworten voraussetzt. (deCharms und Merzenich, 1996).

Ob die gesamte Neuronen-Population, welche durch einen spezifischen Stimulus aktiviert wird zu dessen Wahrnehmung beitragen oder nur jene, welche diesen am verlässlichsten repräsentieren kann als eine der fundamentalen Fragen der kognitiven Neurobiologie angesehen werden (Albright et al., 2000; Barlow, 1972). Die Ergebnisse vieler psychophysischer und neuroethologischer Experimente haben zur Definition des „lower envelope“-Prinzips geführt, welches besagt, dass die Leistung der *besten* oder *sensitivsten* Neurone in einem sensorischen System die Detektionsschwellen eines Tieres beschreiben können (Parker und Newsome, 1998). Das „lower envelope“-Prinzip konnte auch für die Gesangsunterscheidung im Feld L von Zebrafinken nachgewiesen werden (Wang et al., 2007). Ähnliche Ergebnisse lieferte eine Untersuchung der Gesangsunterscheidung unter Einfluss von Rauschen (Narayan et al., 2007). Hier zeigte sich, dass vor allem jene Neurone, welche auch bei starker Verrauschung des Signals eine gute Unterscheidungsleistung aufwiesen, die Verhaltensdaten gut beschreiben konnten.

Ob das „lower envelope“-Prinzip ein für Vertebraten allgemeingültiges Prinzip ist, steht aber in Frage. Stüttgen & Schwarz (Stüttgen und Schwarz, 2008), argumentieren, dass ein durch Rauschen degradierter Stimulus nicht durch einzelne Zellen repräsentiert werden kann, dass aber die Koinzidenzen von Spikes mehrerer Zellen dafür ausreichen könnten.

Die Übereinstimmung zwischen den Verhaltensschwellen auf der einen Seite und den neurometrischen Schwellen auf der anderen Seite lässt allerdings vermuten, dass das „lower envelope“-Prinzip für die Heuschrecken nicht gilt. In diesem System scheint eher das Zusammenwirken vieler aufsteigender Neurone die Verhaltensantwort zu bestimmen. Dieses Ergebnis könnte auf die meisten kleinen Netzwerke zutreffen, da in ihnen die Möglichkeit zur Ausbildung redundanter Elemente nicht vorhanden bzw. sehr stark begrenzt ist.

4.5 Der Sonderfall des niederfrequenten (0-100 Hz) Rauschbandes und die Limitationen der Spiketrain-Metrik

Die Übereinstimmung zwischen den Verhaltensschwellen und den neurometrischen Schwellen, welche für die Analyse der Antworten auf das 0-1000 Hz Degradationsband zu finden war, konnten für das 0-100 Hz Degradationsband nicht bestätigt werden. Der Vergleich der Distanzkurven mit den Verhaltensschwellen zeigte, dass sich durch die Signaldegradation eine eindeutige Veränderung der neuronalen Repräsentation ergab, während die Tiere auch den am stärksten degradierten Gesang noch als ausreichend attraktiv bewerteten (Vgl. ABBILDUNG 3.3 und ABBILDUNG 3.14).

Diese Diskrepanz zwischen Neurophysiologie und Ethologie weist sowohl auf die Komplexität der Mustererkennung von *Chorthippus biguttulus* als auch auf die Limitationen der Spiketrain-Metrik hin.

Der verwendete Originalgesang stellt in dem für die Tiere akzeptablen Stimulusraum nur eine Möglichkeit von vielen dar, die innerhalb eines neuronalen Erkennungsmechanismus als attraktiv klassifiziert werden kann (von Helversen und von Helversen, 1994). Da auch die Frequenzkomponenten der Umhüllenden des Weibchengesanges in einem Bereich von 0-150 Hz liegen (siehe ABBILDUNG 4.3), könnten sich durch die Degradation mit zufälligen Amplitudenmodulationen von 0-100 Hz sehr wahrscheinlich ebenfalls attraktive Gesangsstrukturen ergeben haben. Die Korrelationsanalyse mit *reskalierten* Gesangsausschnitten zeigte, dass dies der Fall zu sein schien (siehe ABBILDUNG 3.7).

Auch die neuronale Repräsentation des verwendeten Originalgesanges kann nur eine von vielen akzeptablen neuronalen Repräsentationen sein, welche einen internen Erkennungsmechanismus aktiviert und sich zumindest auf metathorakaler Ebene durchaus von anderen attraktiven Repräsentationen unterscheidet. Vergleicht man beispielsweise die Spiketrains in Antwort auf zwei attraktive Männchengesänge miteinander, so können sich hohe Distanzwerte zwischen diesen ergeben, die Gesänge also, obwohl sie ähnlich attraktiv bewertet wurden, auf Basis der neuronalen Repräsentation voneinander unterschieden werden (Machens et al., 2003; Wohlgemuth und Ronacher, 2007). Andererseits kann es wiederum auch zustande kommen, dass vereinzelte Degradationsstufen wieder eine geringere Distanz zum Originalgesang aufweisen, wenn *vereinzelte* zufällige Amplitudenmodulationen den ursprünglichen Gesangsmodulationen ähneln. Dies trifft besonders auf die Distanzkurven des 0-100 Hz Degradationsbands zu, zumal für die Metrik Analyse ja die Antwort auf den gesamten Gesang herangezogen wurde, die Tiere aber im Prinzip nur drei Silben für eine positive Antwort benötigen. Ein direkter Vergleich von, entsprechend dem akzeptablen Stimulusraumes reskalierten neuronalen Antworten, ähnlich jener Vorgehensweise, die in Kapitel 3.1 mit den Umhüllenden der Gesänge durchgeführt wurde, ist allerdings nicht möglich. Die künstliche Zu- bzw. Abnahme der zeitlichen Präzision der Spikes, welche sich durch das Strecken bzw. Stauchen der Spiketrains ergäben würde, hätte unvorhersehbare Auswirkungen auf die Ergebnisse einer neurometrischen Analyse.

4.6 Artvergleich

Durch den Vergleich der neuronalen Antworten einzelner auditorischer Neuronentypen im Metathorakalganglion von *Chorthippus biguttulus* und *Locusta migratoria* sollte beleuchtet werden, bis zu welchem Grad ein sensorisches System sich im Laufe der Evolution speziell an die Verarbeitung verhaltensrelevanter Stimuli angepasst hat. Während die akustische Kommunikation ein Hauptbestandteil des Balzrituals von *C. biguttulus* ist, spielt die akustische Kommunikation bei *L. migratoria* keine bzw. nur eine sehr untergeordnete Rolle. Die Signale die für diese Untersuchung ausgewählt wurden, waren artspezifische Kommunikationssignale von *Chorthippus biguttulus*. Sie stellten somit ein für diese Art hochrelevantes Signal dar, welches allerdings für *Locusta migratoria* sicher keine Bedeutung hat.

Für den Vergleich der Antworteigenschaften wurde erneut die Spiketrain-Metrik nach van Rossum herangezogen. Diese Analyse, welche die Detektion feiner zeitliche Unterschiede in den Kodierungseigenschaften ermöglichte, ergab, dass die mutmaßlich homologen Zelltypen nicht nur in ihrer Morphologie sondern auch in ihren Kodierungseigenschaften erstaunlich hohe Übereinstimmungen aufweisen.

Homologie der Neurone

Für die auditorischen Neurone der beiden untersuchten Spezies können höchstens zwei der drei klassischen Homologie-Kriterien, d.h. das „Kriterium der Lage“ und das „Kriterium der spezifischen Qualität“ erfüllt werden. Ob auch das „Kriterium der Kontinuität“ zutrifft, für welches die ontogenetische Abstammung der Neurone von einzelnen Neuroplasten bestimmt werden müsste (siehe (Boyan, 1993)), kann für die auditorischen Neurone bis dato nicht beantwortet werden. Auditorische Neurone von Orthopteren werden deshalb oftmals aufgrund morphologischer und physiologischer Übereinstimmungen als mutmaßlich homolog kategorisiert (siehe ABBILDUNG 3.35). So wurde bereits in einer früheren Studie das AN3 von drei verschiedenen Arten verglichen und aufgrund großer Übereinstimmungen in der Soma-Position, des Verzweigungsmusters und dem Verlauf des Axons als homolog eingestuft (Römer et al., 1988). Auch das Omega-Neuron (ON1) wurde aufgrund seiner charakteristischen Morphologie und speziellen Nutzung des so genannten „Omega-Traktes“ zwischen Laubheuschrecken und Grillen homologisiert (Molina und Stumpner, 2005; Stumpner und von Helversen, 2001; Zhantiev und Korsunovskaya, 1983).

Die Evolution des auditorischen Systems – spezielle Adaptation oder Konservierung neuronaler Verarbeitung?

Die in dieser vergleichenden Arbeit verwendeten Stimuli wurden so ausgewählt, dass sie Merkmale enthalten, die für die Erkennung von Art und Geschlecht entscheidend sind und nur für *Chorthippus biguttulus* eine Rolle spielen (Neuhofer et al., 2008). Der evolutionäre Druck, der auf das Kommunikationssystem von *Chorthippus biguttulus* aufgrund von sexueller Selektion wirkt, existiert in dieser Form für *Locusta migratoria* nicht. Nichtsdestotrotz werden diese für die Locusten bedeutungslosen Signale zumindest auf

metathorakaler Ebene auf dieselbe Art und Weise verarbeitet. Die starke Konservierung dieses Systems zeigt, dass stabilisierende selektive Kräfte vorhanden sein müssen, welche spezifischen Anpassungen verhindert haben. Ein Grund dafür könnte die Notwendigkeit zur Detektion von Prädatoren sein. Die gängigste Theorie zur Evolution der Ohren von Heuschrecken besagt tatsächlich, dass sich die Ohren vor allem deshalb entwickelt haben, um Prädatoren zu detektieren und ihnen aus dem Weg gehen zu können (Stumpner und von Helversen, 2001). Die intraspezifische Kommunikation, welche den bereit existierenden sensorischen Apparat nutzen konnte, scheint sich erst später entwickelt zu haben (Riede 1987). Bei *Locusta migratoria* konnte tatsächlich eine Fluchtreaktion in Antwort auch Echoortungssignale von Feldermäusen nachgewiesen werden (Dawson et al.; Robert, 1989), für andere Insektenarten siehe (Faure und Hoy, 2000; Fullard, 1998; Hoy, 1992; Marsat und Pollack, 2006). Auch *Chorthippus biguttulus* verfügt über Rezeptoren, die ihr Sensitivitätsmaximum im Ultraschallbereich (> 20 kHz) haben. Die Detektion von Fledermäusen scheint für diese Art aber nicht sonderlich wichtig zu sein, da sie tagaktiv ist und im Vergleich zur Wanderheuschrecke einen relativ geringen Aktionsradius hat.

Man könnte argumentieren, dass für die Peripherie das Fehlen spezieller Anpassungen nicht sonderlich erstaunlich ist, da die Hauptaufgabe der Rezeptoren oftmals einfach darin besteht, alle auftretenden Signale über ein tonisches Antwortmuster abzubilden. Aber zumindest auf Ebene der aufsteigenden Interneurone könnte man zumindest für einzelne Vertreter eine spezielle Anpassung erwarten. Die vorliegenden Analysen brachten allerdings keine Anpassungen dieser Art zu Tage. Nichtsdestotrotz müssen spätestens auf Ebene des Gehirns Unterschiede in den auditorischen Neuronen zu finden sein, die es *Chorthippus biguttulus* ermöglichen aufgrund der Kommunikationssignale die eigene Art von anderen Arten zu unterscheiden.

Im Gegensatz zu den Feldheuschrecken scheinen sich bei den Laubheuschrecken und Grillen das Hören und die Stridulation aus der vibratorischen Kommunikation entwickelt zu haben und sind eng verknüpft mit dem Kontext von Kommunikation und Partnerfindung (Otte, 1992; Stritih und Stumpner, 2009; Stumpner und von Helversen, 2001; von Helversen und von Helversen, 1995). Für zwei Grillenarten liegen Beweise vor, dass es eine Adaptation neuronaler Antworteigenschaften an Signalparameter gibt. Das Omega Neuron (ON1) von *Gryllus texensis* ist an die relativen hohen arteigenen Pulsraten angepasst, das ON1 von *Teleogryllus oceanicus* an die für diese Art typischerweise geringeren Pulsraten (Tunstall und Pollack, 2005). Da bei anderen Arten spezielle Anpassungen an die Kodierung verhaltensrelevanter Signale also durchaus zu finden sind, bekräftigt die Vermutung für die untersuchten Heuschreckenarten stabilisierende Kräfte vorhanden sein müssen, die zumindest das periphere auditorische System über Millionen von Jahren konserviert haben, obwohl ein Selektionsdruck auf die Optimierung des Kommunikationssystems vorhanden sein muss (cf. also (Fullard et al., 2007; Lehmann et al., 2007)).

Vielleicht liegt die Hauptaufgabe des thorakalen auditorischen Systems auch darin, saliente Merkmale eines Signals zu extrahieren und diese für zentralere Verarbeitungsebenen zu Verfügung zu stellen. Eine gemeinsame Eigenschaft der Gesänge der Gomphoceridae ist beispielsweise ihre gepulste Struktur. Der Grund dafür könnte in der Präferenz einiger aufsteigender Interneurone wie beispielsweise des AN3 oder des AN12 für stark

modulierte (Stumpner et al., 1991) gegenüber homogener Stimuli sein (Krahe et al., 2002; von Helversen und von Helversen, 1994). Entsprechend der „sensory bias hypothesis“ lässt sich daraus schließen, dass die Kommunikationssignale der Gomphocerinae sich in dieser Form entwickelt haben um die bereits existierenden Verarbeitungskapazitäten bzw. sensorischer Präferenzen des thorakalen auditorischen Systems optimal auszunutzen (Arnqvist, 2006; Gerhardt et al., 2007; Ryan et al., 1990).

Über ein anderes Versuchsparadigma zur Untersuchung effizienter Schallverarbeitung bei Vertebraten kam Lewicki (2002) zu einer sehr ähnlichen Schlussfolgerung: “Efficient representation of speech is nearly identical to that of natural sounds combined with vocalizations, suggesting an evolutionary adaptation of speech to make maximally efficient use of the coding properties of a prelinguistic auditory system” (Lewicki, 2002).

Inwieweit die Eigenschaften des Übertragungskanal die Evolution der Struktur der Kommunikationssignale von Feldheuschrecken beeinflusst haben, ist ebenfalls noch nicht ausreichend untersucht (siehe aber Römer 1992). So könnte es durchaus sein, dass Weibchen von *C. biguttulus* jene Männchengesänge bevorzugen, welche besonders robust gegenüber den Auswirkungen einer externen Signaldegradation sind (siehe (Einhäupl und Ronacher, 2010).

Die Ergebnisse der vergleichenden Analyse haben somit durchaus auch Einfluss auf die “efficient coding hypothesis”, die unlängst auch für Heuschrecken vorgeschlagen wurde und die davon ausgeht, dass die Kodierungseigenschaften von sensorischen Neuronen stark von der Verhaltensrelevanz natürlicher Stimuli beeinflusst werden (Machens et al., 2005). Der Vergleich zweier nicht sehr nah verwandter Heuschreckenarten liefert im Gegensatz dazu eher einen Beweis dafür, dass die Unterschiede in der Verhaltensrelevanz des akustischen Systems nicht zu Änderungen in den Kodierungsstrategien geführt haben. Die Konservierung der Verarbeitungseinheiten ist vermutlich auf bislang unbekannte Selektionskräfte zurückzuführen, welche sich in ähnlicher Weise auf beide Arten ausgewirkt haben.

5 Schlussbetrachtung und Ausblick

Die vorliegende Arbeit lieferte eine Reihe von überraschenden Ergebnissen, welche vielfältige Rückschlüsse auf die Signalerkennung und -verarbeitung unter dem Einfluss von extrinsischem und intrinsischem Rauschen erlauben.

Das wohl auffälligste Ergebnis war das Fehlen eines Unterschiedes in den Auswirkungen verschiedener Degradationsbänder auf die Signalerkennung im Verhalten und auf die Signalrepräsentation durch thorakale auditorische Neurone. Dieses Resultat ist vor allem deshalb überraschend, da zumindest auf Ebene der lokalen und aufsteigenden Interneurone Modulationsfilter vorhanden sind, die eine Filterung artspezifischer Amplitudenmodulationen ermöglichen sollten. Daraus lässt sich schließen, dass zentrale Verarbeitungsfiler, welche durch die wechselseitige Interaktion von Neuronen zustande kommen, wahrscheinlich schlechter zur Rauschfilterung geeignet sind als (Träger-) Frequenzfilter in der sensorischen Peripherie.

Ein weiteres, überraschendes Ergebnis, welches sich zumindest auf Einzelzellebene von den Ergebnissen früherer Studien unterschied (Rokem et al., 2006) ist die Tatsache, dass nur für sehr wenige Zellen eine Stimulusabhängigkeit der intrinsischen Variabilität nachgewiesen werden konnte. Dies wäre nach der „efficient-Coding“ Hypothese von Barlow (Barlow, 1961) nicht zu erwarten gewesen. Diese Thematik bietet allerdings noch ein breites Feld an Fragestellungen für welches sich das vorgestellte Modellsystem besonders gut eignen könnte. So haben beispielsweise auch die geschlechtsspezifischen Gesänge von *Chorthippus biguttulus* unterschiedliche Aufgaben zu erfüllen. Während anhand des Weibchengesangs Informationen über die Art- und Geschlechtszugehörigkeit und die Position des Tieres übermittelt werden müssen, sind die Weibchen neben der Art- und Geschlechtsklassifikation auch dazu in der Lage, individuelle Männchen anhand derer Gesänge zu unterscheiden (Machens et al., 2001; Wohlgemuth und Ronacher, 2007). Erst diese Fähigkeit stellt die Basis für eine mögliche sexuelle Selektion dar. Diese teilweise unterschiedlichen Funktionen der Männchen- und Weibchengesänge könnten sich somit ebenfalls in Unterschieden der neuronalen Variabilität bzw. des Informationsgehaltes der Antworten auf diese Signale manifestieren. Dabei wäre es auch denkbar, dass sich die Attraktivität eines Männchens in der Präzision widerspiegelt, mit der auditorische Neurone dazu in der Lage sind, dessen Lockgesang zu repräsentieren. Um diese Hypothese zu überprüfen, wäre der Vergleich der neuronalen Antworten auf eine repräsentative Stichprobe von Gesängen beider Geschlechter notwendig. Untersuchungen dieser Art stehen aber bislang noch aus.

Der Vergleich der Verhaltensschwellen mit den neurometrischen Schwellen zeigte, dass die Grenzen der Signalerkennung durch die Analyse der Antwortkapazitäten der ersten drei Verarbeitungsstufen relativ gut erklärbar sind. Hierbei muss allerdings beachtet werden, dass die aufsteigenden Neurone einen Flaschenhals darstellen, über welchen die gesamte

auditorische Information ins Gehirn übertragen wird. Die Vermutung liegt nahe, dass diese, zwischen den aufsteigenden Neuronen aufgeteilte Information, anschließend in Form eines Populationskodes von zentralen auditorischen Neuronen eingelesen wird (Krahe et al., 2002; Stumpner et al., 1991). Dem Einfluss dieser verbundenen Kodierung zwischen einzelnen aufsteigenden Neuronen kann durch die Betrachtung von Einzelzellen nur bedingt Rechnung getragen werden. Um zu überprüfen, ob die neurometrischen Schwellen von Einzelzellen sich von den Schwellen für eine Verbindung dieser Zellen unterscheiden, könnte für zukünftige Fragestellungen eine Multineuron-Metrik angewendet werden (siehe (Houghton und Sen, 2008)). Erste Analysen der Antworten einer Kombination von Neuronen aus verschiedenen Experimenten haben bereits gezeigt, dass anhand der Multineuron-Metrik ermittelte neurometrische Schwellen dem Mittelwert der zugrunde liegenden Einzelzellen entsprechen. Um der tatsächlichen simultanen Aktivität der Zellen während der neuronalen Verarbeitung entsprechen zu können, wären hier allerdings simultane Mehrfach-Ableitungen einer Population auditorischer Neurone notwendig. Die hohe Kunst der Doppelableitungen ermöglichte aber bisher nur intrazelluläre Ableitungen von zwei Zellen gleichzeitig (Franz, 2004). Die Etablierung von Multi-Elektroden-Arrays (Christensen et al., 2000) am Modellsystem der Feldheuschrecke könnte deshalb die Bearbeitung einer Vielzahl weiterer neuroethologischer Fragestellungen erleichtern.

Da die abschließende Bewertung eines Signals im Gehirn stattfindet, könnte aber vor allem eine Kombination von Verhaltensversuchen mit intrazellulären Ableitungen auditorischer Gehirnneurone helfen, die neuronalen Grundlagen für die Grenzen der Signalerkennung zu entschlüsseln.

Anhang

A) Anhang zu Kapitel 3.2.3: Auswirkung der Signaldegradation auf die Feuerrate

Ratendifferenz für verschiedene Zelltypen und Intensitäten

In Abbildung 5.1 ist der prozentuale Unterschied der Feuerrate zwischen den Antworten auf den Originalgesang und den mit 9 dB (0-1000 Hz) degradierten Gesang aufgetragen. Die Raten-Änderungen sind getrennt für die untersuchten Zelltypen und Arten dargestellt.

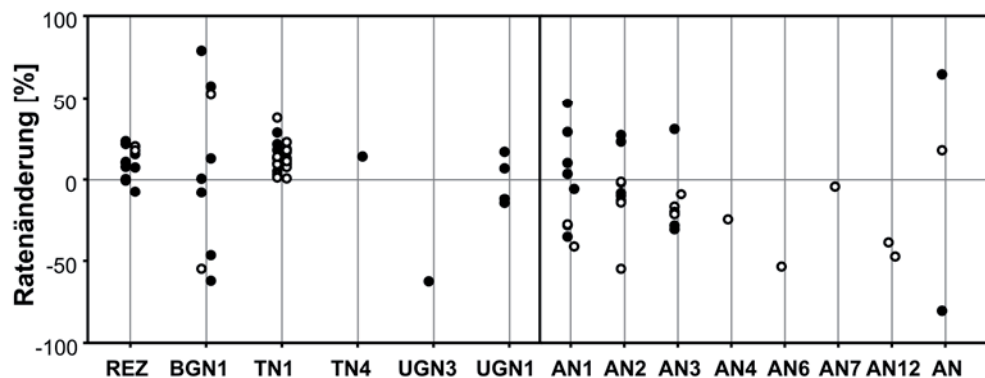


ABBILDUNG 5.1: RATENÄNDERUNG IN ABHÄNGIGKEIT VON DER SIGNALDEGRADATION MIT 0-1000 HZ.

Auf der Abszisse sind die untersuchten Zelltypen aufgetragen (*C. biguttulus* = offene Kreise; *L. migratoria* = gefüllte Kreise). Exemplare, welche mit einer Reizintensität ≤ 60 dB getestet wurden sind jeweils links, >60 dB rechts aufgetragen. Die Ordinate zeigt den Unterschied der Feuerrate zwischen dem Originalgesang und dem mit 9 dB degradierten Gesang [in %].

Zwischen den beiden untersuchten Arten ließ sich kein Unterschied in der Stärke bzw. Richtung der Raten-Änderung feststellen.

B) Anhang zu Kapitel 3.2.2: Vergleich der Auswirkung verschiedener Degradationsbänder

Unregelmäßigkeiten in den Distanzkurven für das 100-500 Hz und das 100-200 Hz Modulationsband

Die Degradation mit 100-200 Hz bzw. 100-500 Hz ergab für die Degradationsstufen -3 dB bzw. -6 dB einen überhöhten Anstieg der Distanz, der bei der nachfolgenden Degradationsstufe wieder abfiel.

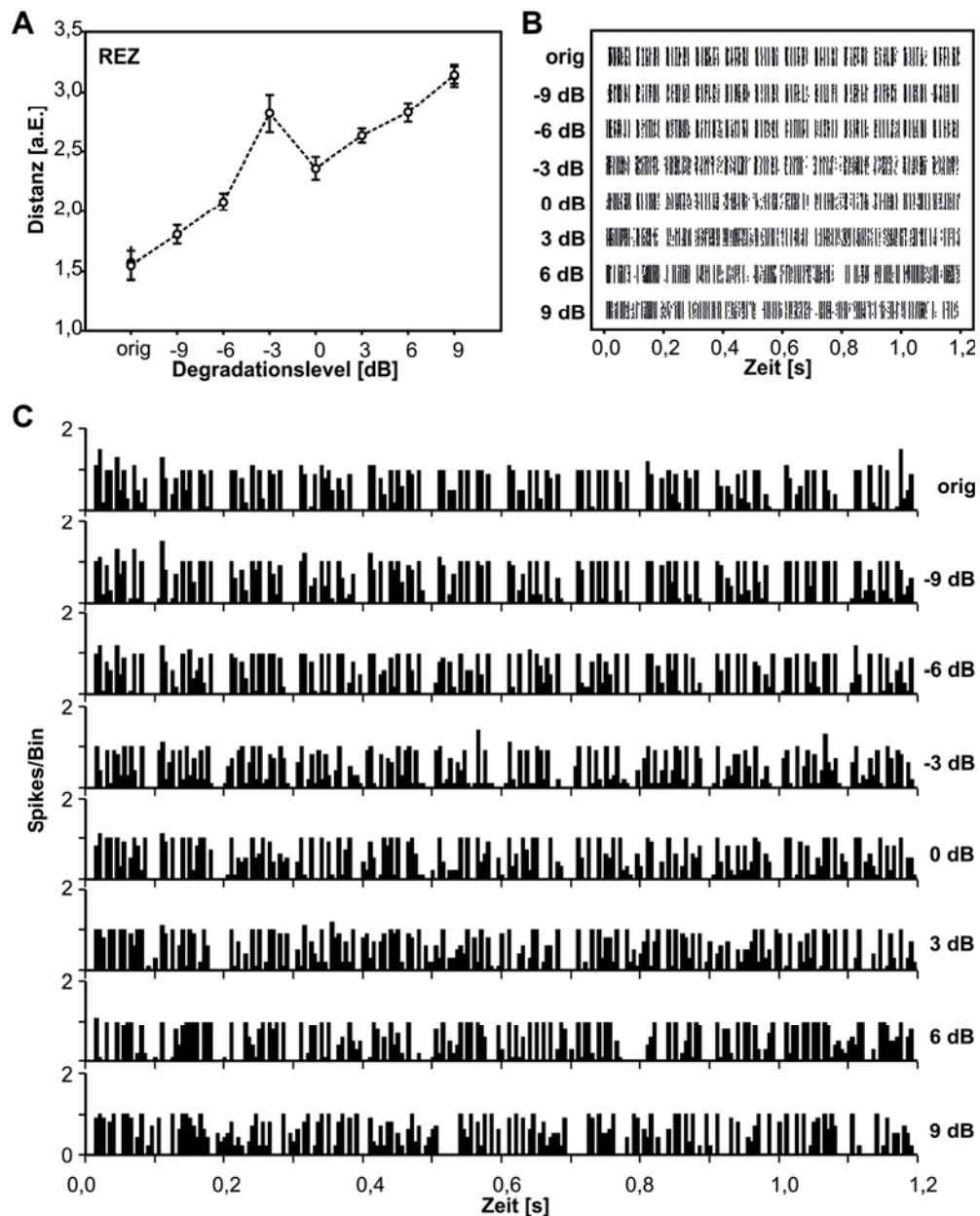


ABBILDUNG 5.2: BEISPIEL DES NICHTLINEAREN ANSTIEGS DER DISTANZEN EINES REZEPTORS IN ANTWORT AUF 100-200 HZ SIGNALDEGRADATION.

A) Distanzkurve B) Rasterplot C) PSTH

Wie Abbildung 5.2-ABBILDUNG 5.4 zeigen, machte sich dies vor allem bei tonisch antwortenden Zellen durch einen Gipfel in den Distanzkurven bemerkbar.

Worauf dieser Gipfel zurückzuführen ist, lässt sich weder aus den Spike-Rasterplots noch aus den PSTHs ableiten. Auch an den Gesangsumhüllenden waren keine Auffälligkeiten für diese beiden Degradationsbänder bemerkbar (siehe ABBILDUNG 3.4). Aus diesem Grund wurden diese „Ausreißer“ für die Berechnung der Anstiegssteilheiten in Abbildung 3.13 nicht berücksichtigt.

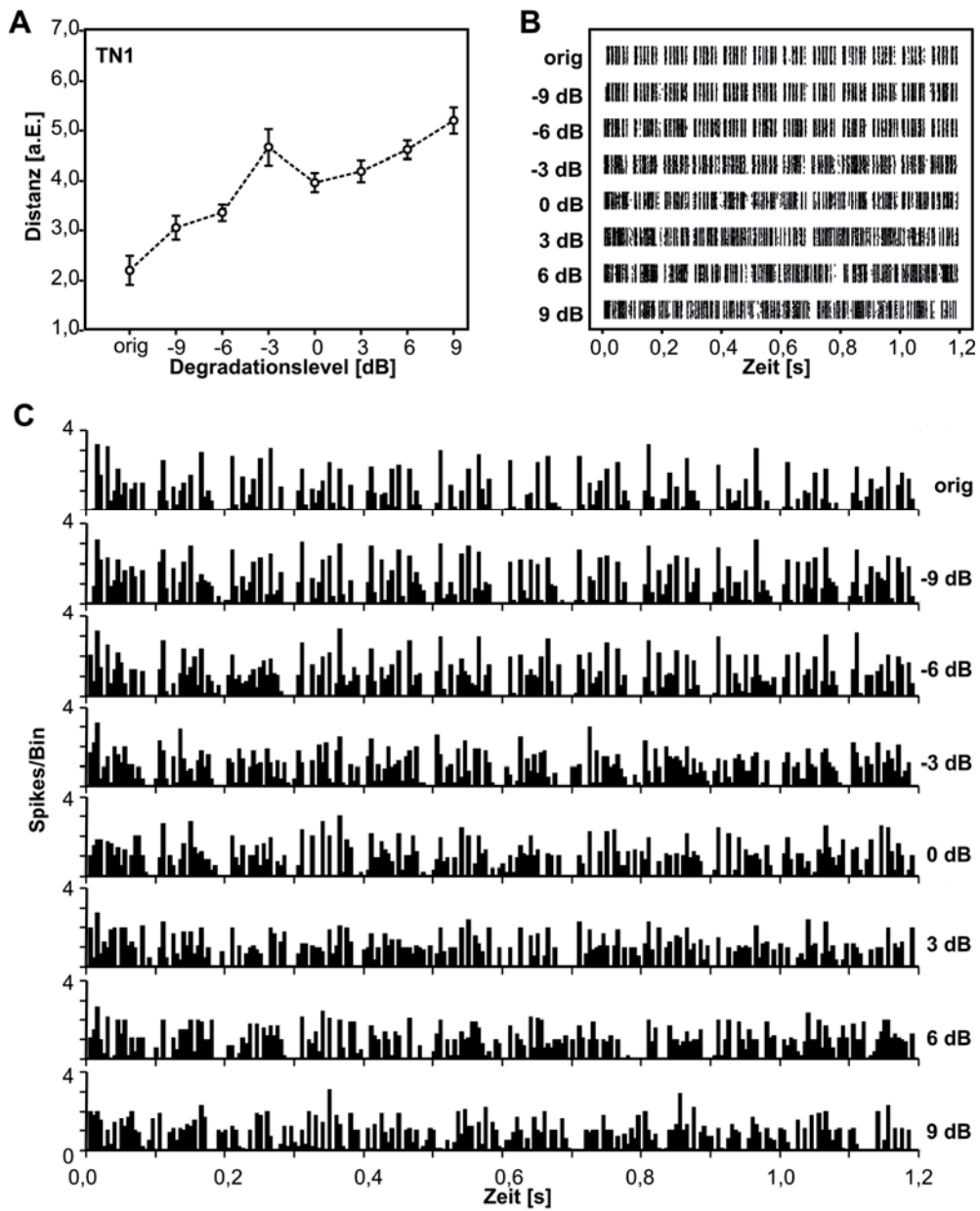


ABBILDUNG 5.3: BEISPIEL DES NICHTLINEAREN ANSTIEGS DER DISTANZEN EINES TN1 IN ANTWORT AUF 100-200 HZ SIGNALDEGRADATION.

A) Distanzkurve B) Rasterplot C) PSTH

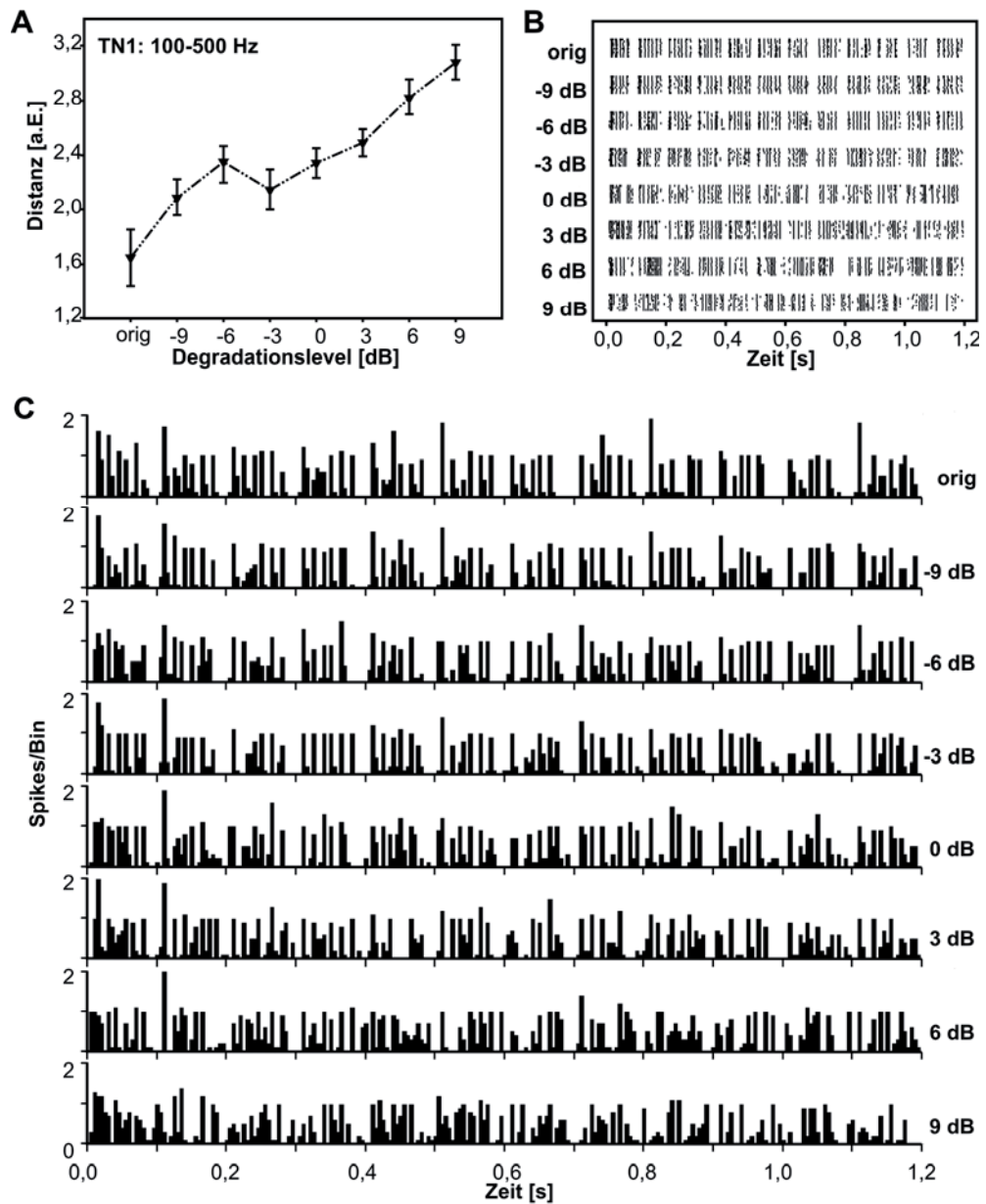


ABBILDUNG 5.4: BEISPIEL DES NICHTLINEAREN ANSTIEGS DER DISTANZEN EINES TN1 IN ANTWORT AUF 100-500 HZ SIGNALDEGRADATION.
A) Distanzkurve B) Rasterplot C) PSTH

C)Anhang zu Kapitel 3.4.2: Clusteralgorithmus zur Bestimmung einer neurometrischen Schwelle

Vergleich der Ergebnisse der restriktiven und offenen Clusteranalyse

Um die Streuungen der Klassenbildung zu bestimmen, wurde der Iclust-Algorithmus nicht auf die gesamte Distanzmatrix, sondern auf 100 zufällig gebildete Teilmatrizen angewendet. Für die Berechnung der Klassengrenzen wurden nur jene Teilmatrizen verwendet, welche eindeutigen Klassengrenzen ermöglichten. Falls dies bei einem Neuron in weniger als 50% der Trials der Fall war, ging diese Zelle nicht in die Analyse mit ein.

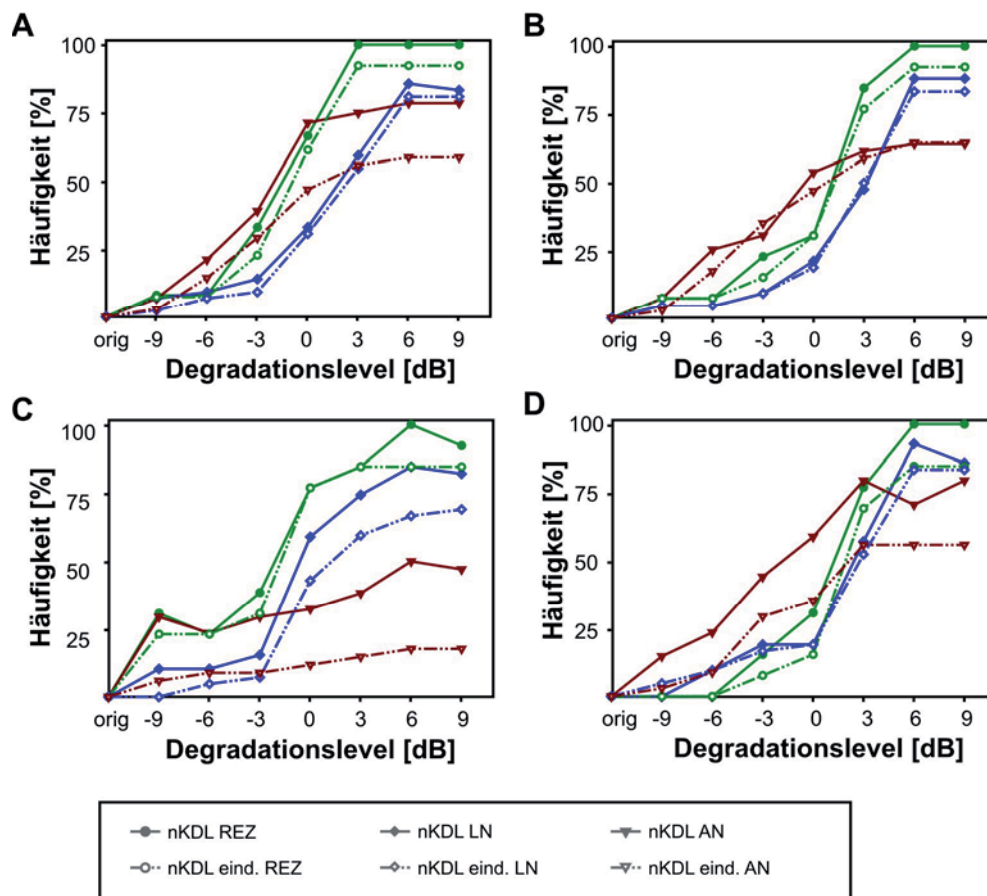


ABBILDUNG 5.5: VERGLEICH ZWISCHEN RESTRIKTIVER UND ALLGEMEINER CLUSTERANALYSE ZUR BESTIMMUNG NEUROMETRISCHER SCHWELLEN.

A) Gesamtantwort B) Silbenantwort C) Pausenantwort D) Onset-Antwort.

Wie man in Abbildung 5.5 erkennen kann, unterscheiden sich die Ergebnisse dieser restriktiven Herangehensweise qualitativ kaum von den Ergebnissen einer Analyse mit allen Wiederholungen, unabhängig davon, ob einfache Klassengrenzen auftraten oder nicht.

D) Anhang zu Kapitel 3.3.2: Abhängigkeit zwischen neuronaler Variabilität und Stimuluseigenschaften

Minimaler Jitter

In ABBILDUNG 5.6 sind die Auswirkungen der Signaldegradation auf die zeitliche Präzision der Antwort erneut in Form von ‚9dB/orig‘-Ratios zusammengefasst. Für das 0-1000 Hz Degradationsband wurde durch die Signaldegradation der Spike Jitter für alle drei Verarbeitungsebenen signifikant erhöht. Diese Tendenz war wieder bei allen anderen getesteten Degradationsbändern zu finden. Eine Ausnahme bildete hier wiederum das 0-100 Hz Degradationsband. Auf Ebene der lokalen und aufsteigenden Interneuronen kam es durch die Signaldegradation im Mittel zu zeitlich präziseren Antworten; die Unterschiede waren aber trotz ausreichender Stichprobengrößen nicht signifikant.

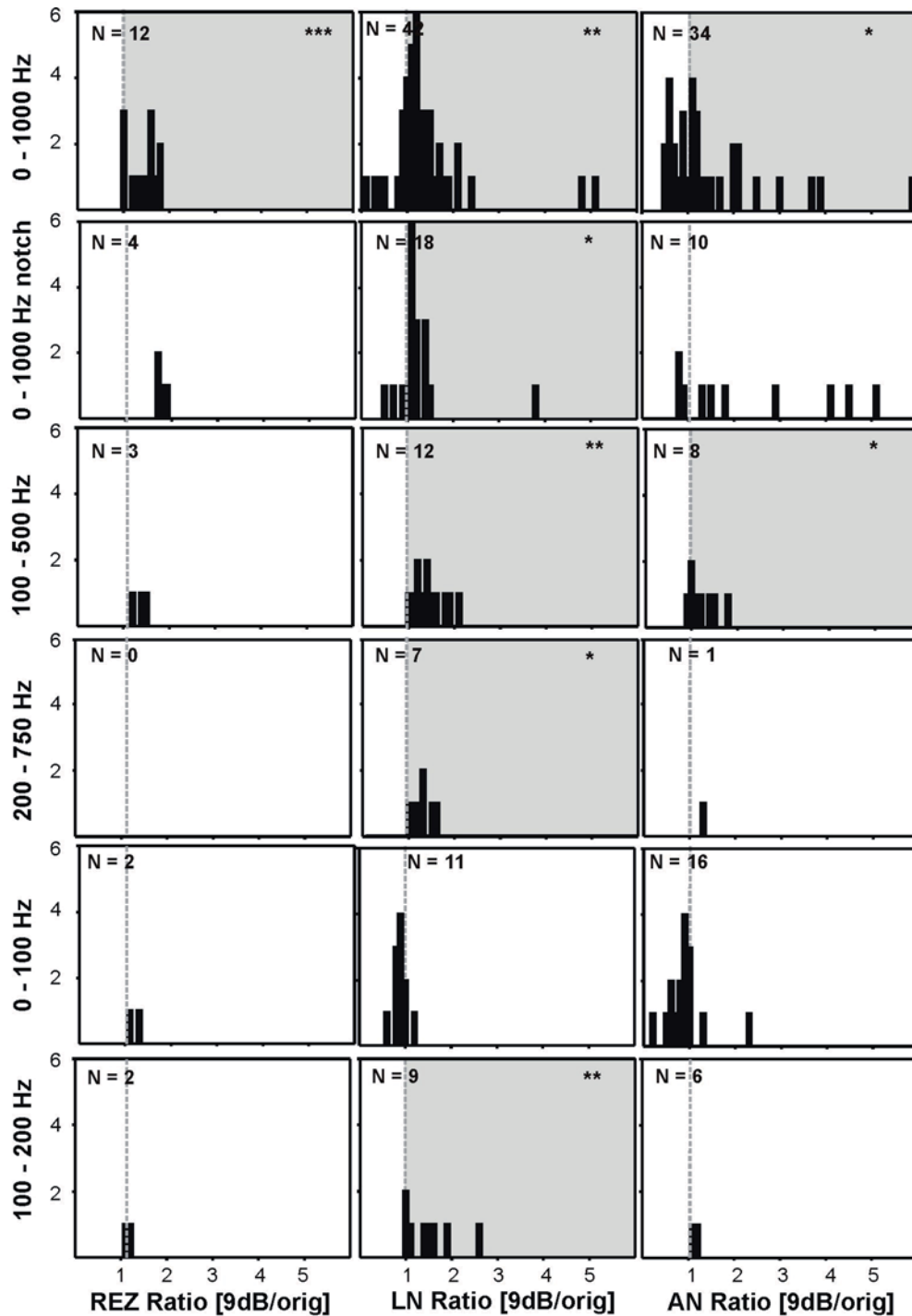


ABBILDUNG 5.6: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DES MINIMALEN JITTERS.

Auf der Abszisse ist Verhältnis der Jitters bei 9dB Signaldegradation zum Jitter beim Originalgesang aufgetragen, die Ordinate stellt die Anzahl der Zellen dar, welche für das jeweilige Degradationsband getestet wurde. 0-1000 Hz: REZ: $p = 0,001$; LN: $p = 0,006$; AN: $p = 0,031$; 0-1000 Hz notch: REZ: $p = 0,068$; LN: $p = 0,025$; AN: $p = 0,093$; 100-500 Hz: REZ: $p = 0,109$; LN: $p = 0,002$; AN: $p = 0,017$; 200-750 Hz: LN: $p = 0,017$; 0-100 Hz: REZ: $p = 0,180$; LN: $p = 0,328$; AN: $p = 0,121$; 100-200 Hz: REZ: $p = 0,180$; LN: $p = 0,008$; AN: $p = 0,753$.

Fano Faktor

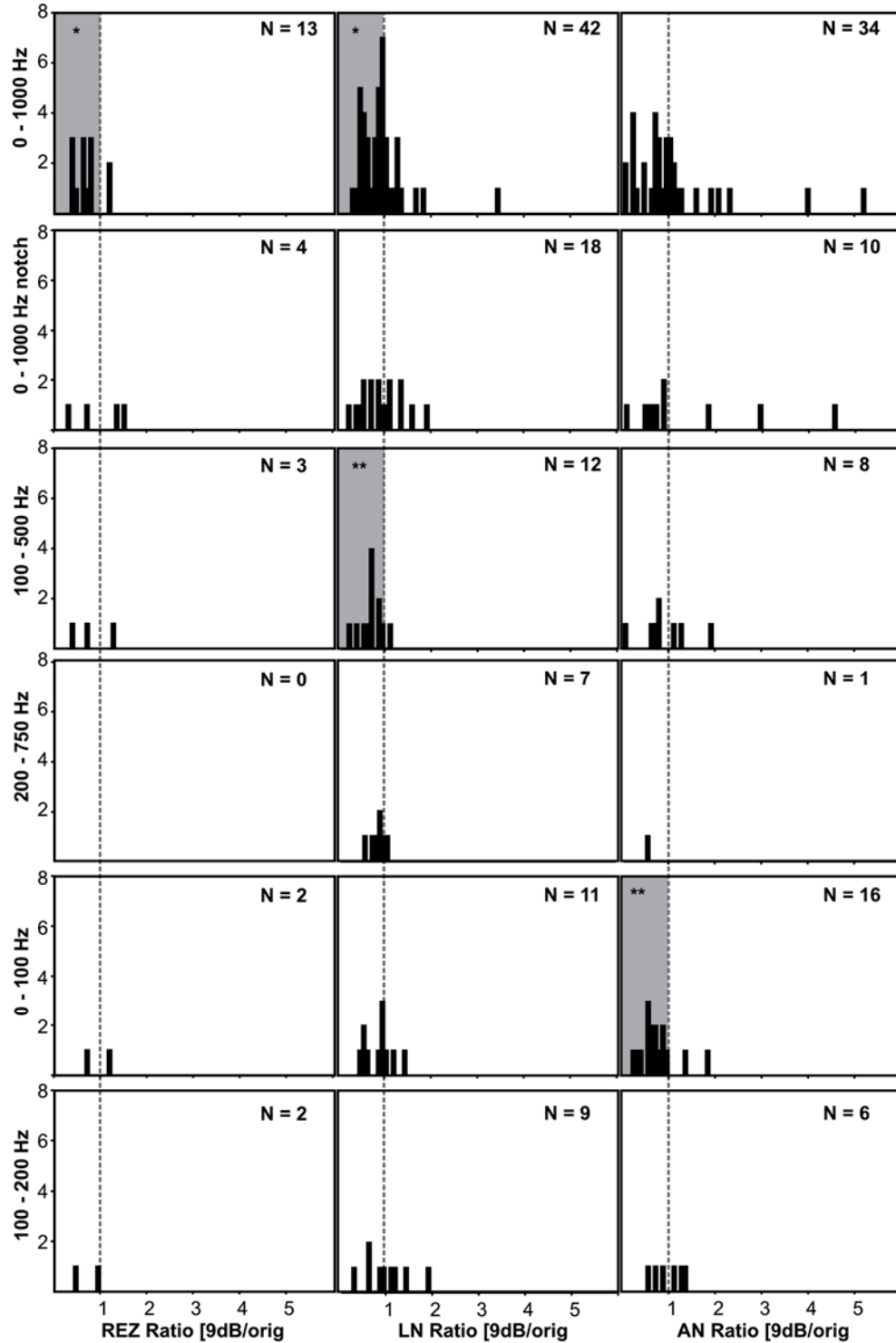


ABBILDUNG 5.7: STIMULUSABHÄNGIGKEIT DES FANO FAKTORS.

Auf der Abszisse ist Verhältnis des Fano Faktors bei 9dB Signaldegradation zum Fano Faktor beim Originalgesang aufgetragen, die Ordinate stellt die Anzahl der Zellen dar, welche für das jeweilige Degradationsband getestet wurde. 0-1000 Hz: REZ: $p = 0,033$; LN: $p = 0,030$; AN: $p = 0,203$; 0-1000 Hz notch: REZ: $p = 0,751$; LN: $p = 0,910$; AN: $p = 0,239$; 100-500 Hz: REZ: $p = 0,285$; LN: $p = 0,006$; AN: $p = 0,575$; 200-750 Hz: LN: $p = 0,091$; 0-100 Hz: REZ: $p = 0,656$; LN: $p = 0,306$; AN: $p = 0,003$; 100-200 Hz: REZ: $p = 0,180$; LN: $p = 0,953$; AN: $p = 0,753$.

Die Betrachtung der Verlässlichkeit der Feuerrate ergab erstaunlicherweise ein anderes Bild (ABBILDUNG 5.7). Der Fano Faktor in Antwort auf den mit 9 dB degradierten Gesang war für die Mehrzahl der Neuronen geringer als für den Originalgesang, wodurch sich im Mittel Verhältnisse von <1 ergaben. Dies bedeutet, dass die Verlässlichkeit der Kodierung mit zunehmender Signaldegradation zunahm. Vor allem auf Ebene der Rezeptoren und lokalen Interneurone ist diese Zunahme des Fano Faktors wahrscheinlich auf eine Zunahme der Feuerrate zurückzuführen, welche bei steigender Signaldegradation nachgewiesen werden konnte.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich bei Bernd Ronacher für seine aufopferungsvolle Betreuung bedanken, die oftmals auch seine Wochenenden auffraß. Ich habe ihm viele wertvolle Hinweise und Denkanstöße zu verdanken, die wesentlich zu dieser Arbeit beitrugen.

Der gesamten Abteilung für Verhaltensphysiologie möchte ich herzlich für das familiäre Arbeitsklima danken. Unsere gemeinsamen Tage und Nächte in der „WG“ werde ich wahnsinnig vermissen. Mein besonderer Dank gilt:

...Olaf – all die Jahre hast du meine Lllabviiiieew!?!-Hasstiraden und Nervenzusammenbrüche geduldig ertragen, blöde Fragen bereitwillig beantwortet und warst nicht nur ein toller Zimmerkollege sondern auch Seelsorger und Freund. Darauf werden wir hoffentlich noch viele Biere trinken!

...Jan – danke für zahlreiche Theorie-Hilfestellungen und deine klärenden Worte, als mich die Wurzel beinahe ein zweites Mal erschlug.

...Jannis – ich danke dir für deine Hilfsbereitschaft und viele weise Worte. Deine Gelassenheit in den letzten Tagen der Promotion hat mich wieder auf den Boden der Realität geholt.

...Sandra - du hattest die tolle Idee, die Spiketrain-Metrik für den Heuschreckenvergleich heranzuziehen. Dafür, für viele Diskussionen sowie amüsante Zigarettenpausen inclusive Getratsche: vielen Dank!

...Nic – ich danke dir für deine Anteilnahme und die vorzüglichen Kuchen und Kekse, die meinen Blutzuckerspiegel so oft wieder auf Vordermann gebracht haben.

...Stef – danke für deine Hilfe beim Sammeln und der Zucht der Chorthippen.

...Anneke – danke für deine Hilfe bei den Verhaltensexperimenten.

...Gunnar & Sven – euren bösen Humor und die gemeinsamen Kneipen-Touren vermisste ich noch immer.

...Regina – danke für die Versorgung mit Locusten & Lösungen und für kurzweilige Ausflüge in die Welt der Reptilien und Gespenstschrecken.

...Matthias – ich danke dir für die zahlreichen kleinen und großen Hilfestellungen beim Ableiten, deine Korrekturen und Aufmunterungen.

Martin Stemmler möchte ich für die Generierung meiner „Rausch-Reize“, die gemeinsame Manuskript-Arbeit, sowie für die zahlreichen Anregungen danken.

Außerdem danke ich Christian Machens, der unserer Abteilung das „Metrik-Programm“ vererbt hat.

Dank gilt außerdem der Abteilung Neurobiologie aus Göttingen, die uns während des Massensterbens mehr als einmal mit Heuschrecken versorgt hat.

Orhan, du hat es nach strapaziösen Arbeitstagen mit Geduld und Liebe immer wieder geschafft, mich aufzupäppeln. Çok teşekkürler, sevgili Miu! Ben seni öpüyorum.

Mein größter Dank gilt meiner Familie, vor allem meinen Eltern und meinem Bruder, deren Rückhalt, Geduld und Vertrauen mir während der gesamten Promotionszeit immer wieder das nötige Selbstbewusstsein gaben.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Berlin, 2. März 2010

Literatur

- Albright, Thomas D.; Jessell, Thomas M.; Kandel, Eric R. und Posner, Michael I. (2000): Neural Science: A Century of Progress and the Mysteries that Remain., Neuron 25 [1, Supplement 1], Seite 1-55.
- Alder, Todd B. und Rose, Gary J. (2000): Integration and recovery processes contribute to the temporal selectivity of neurons in the midbrain of the northern leopard frog, *Rana pipiens*., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 186 [10], Seite 923-937.
- Allen, C und Stevens, C F (1994): An evaluation of causes for unreliability of synaptic transmission., Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 91 [22], Seite 10380-10383.
- Arnqvist, Göran (2006): Sensory exploitation and sexual conflict., Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 361 [1466], Seite 375-386.
- Azouz, Rony und Gray, Charles M. (1999): Cellular Mechanisms Contributing to Response Variability of Cortical Neurons In Vivo., The Journal of Neuroscience 19 [6], Seite 2209-2223.
- Balakrishnan, Rohini; von Helversen, Dagmar und von Helversen, Otto (2001): Song pattern recognition in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*: the mechanism of syllable onset and offset detection., Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 187 [4], Seite 255-264.
- Barlow, Horace (1961): Possible principles underlying the transformation of sensory messages., A, Rosenblith. W, Sensory communication Seite 217–234, MIT Press, Cambridge.
- Barlow, Horace (1972): Single Units and Sensation: A Neuron Doctrine for Perceptual Psychology., Perception 1 [371-394].
- Bauer, Maria und Helversen, Otto (1987): Separate localization of sound recognizing and sound producing neural mechanisms in a grasshopper., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 161 [1], Seite 95-101.
- Bee, Mark A. (2006): The cocktail party problem: What is it? How can it be solved? And why should students of bioacoustics study it?, The Journal of the Acoustical Society of America 119 [5], Seite 3210-3211.
- Bennet-Clark, H. C. (1971): Acoustics of Insect Song., Nature 234 [5327], Seite 255-259.
- Berry, Michael J. und Meister, Markus (1998): Refractoriness and Neural Precision., The Journal of Neuroscience 18 [6], Seite 2200-2211.
- Berry, Michael J.; Warland, David K. und Meister, Markus (1997): The structure and precision of retinal spike trains., Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 94 [10], Seite 5411-5416.

- Bialek, W; Rieke, F; de Ruyter van Steveninck, R R und Warland, D (1991): Reading a neural code., Science 252 [5014], Seite 1854-1857.
- Borst, A und Theunissen, F E (1999): Information theory and neural coding., Nature Neuroscience 2 [947 - 957].
- Boyan, G. S. (1993): Another look at Insect Audition. The Tympanic receptors as a specialization of the chordotonal organ., Journal of Insect Physiology 39, Seite 187 - 200.
- Bracewell, Ronald (1999): The Fourier Transform and its Applications., 3. Auflage, McGraw-Hill, New York.
- Bradbury, J. W. und Vehrencamp, S. (1998): Principles of Animal Communication., Sinauer Associates.
- Brecht, Michael; Schneider, Miriam; Sakmann, Bert und Margrie, Troy W. (2004): Whisker movements evoked by stimulation of single pyramidal cells in rat motor cortex., Nature 427 [6976], Seite 704-710.
- Bregman, A. S. (1990): Auditory scene analysis: The perceptual organization of sound., MIT Press, Cambridge, MA.
- Bürck, Moritz und van Hemmen, J. (2009): Neuronal identification of signal periodicity by balanced inhibition., Biological Cybernetics 100 [4], Seite 261-270.
- Buno, I; Torroja, E; Lopez-Fernandez, C; Butlin, RK; Hewitt, GM und Gosalvez, J (1994): A hybrid zone between two subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus* along the Pyrenees: the west end., Heredity 73 [6], Seite 625-634.
- Burger, R. Michael und Pollak, George D. (1998): Analysis of the Role of Inhibition in Shaping Responses to Sinusoidally Amplitude-Modulated Signals in the Inferior Colliculus., Journal of Neurophysiology 80 [4], Seite 1686-1701.
- Butlin, RK; Ritchie, MG und Hewitt, GM (1991): Comparisons among morphological characters and between localities in the *Chorthippus parallelus* hybrid zone (Orthoptera: Acrididae). Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 334, Seite 297-30.
- Buus, S (1998): Auditory Masking, MJ, Crocker, Handbook of acoustics Seite 1147-1165, Wiley, New York.
- Capogrossi, M C; Stern, M D; Spurgeon, H A und Lakatta, E G (1988): Spontaneous Ca²⁺ release from the sarcoplasmic reticulum limits Ca²⁺-dependent twitch potentiation in individual cardiac myocytes. A mechanism for maximum inotropy in the myocardium., Journal of General Physiology 91 [1].
- Carandini, M.; Mechler, F.; Leonard, C. S. und Movshon, J. A. (1996): Spike train encoding by regular-spiking cells of the visual cortex., Journal of Neurophysiology 76 [5], Seite 3425-3441.
- Carpenter, F M (1992): Superclass Hexapoda, Boulde, Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda 4, vols 3 and 4, Geological Society of America.

- Cherry, E. C. (1953): Some experiments on the recognition of speech, with one and two ears., *Journal of the Acoustical Society of America* 25 [975-979].
- Christensen, Thomas A.; Pawlowski, Vincent M.; Lei, Hong und Hildebrand, John G. (2000): Multi-unit recordings reveal context-dependent modulation of synchrony in odor-specific neural ensembles., *Nature Neuroscience* 3 [9], Seite 927-931.
- Covey, E und Casseday, J H (1991): The monaural nuclei of the lateral lemniscus in an echolocating bat: parallel pathways for analyzing temporal features of sound., *The Journal of Neuroscience* 11 [11], Seite 3456-3470.
- Covey, Ellen; Kauer, Julie A. und Casseday, John H. (1996): Whole-Cell Patch-Clamp Recording Reveals Subthreshold Sound-Evoked Postsynaptic Currents in the Inferior Colliculus of Awake Bats., *The Journal of Neuroscience* 16 [9], Seite 3009-3018.
- Creutzig, Felix; Wohlgemuth, Sandra; Stumpner, Andreas; Benda, Jan; Ronacher, Bernhard und Herz, Andreas V. M. (2009): Timescale-Invariant Representation of Acoustic Communication Signals by a Bursting Neuron., *The Journal of Neuroscience* 29 [8], Seite 2575-2580.
- Dawson, J.; Kutsch, W. und Robertson, R. (2004): Auditory-evoked evasive manoeuvres in free-flying locusts and moths., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 190, Seite 69-84.
- de Ruyter van Steveninck, Rob R.; Lewen, Geoffrey D.; Strong, Steven P.; Koberle, Roland und Bialek, William (1997): Reproducibility and Variability in Neural Spike Trains., *Science* 275 [5307], Seite 1805-1808.
- deCharms, R. Christopher und Merzenich, Michael M. (1996): Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing., *Nature* 381 [6583], Seite 610-613.
- DeWeese, Michael R.; Wehr, Michael und Zador, Anthony M. (2003): Binary Spiking in Auditory Cortex., *The Journal of Neuroscience* 23 [21], Seite 7940-7949.
- DiCaprio, Ralph A.; Billimoria, Cyrus P. und Ludwar, Bjorn Ch. (2007): Information Rate and Spike-Timing Precision of Proprioceptive Afferents., *Journal of Neurophysiology* 98 [3], Seite 1706-1717.
- Dobler, S.; Heller, K.-G. und Helvesen, O. (1994): Song pattern recognition and an auditory time window in the female bushcricket *Ancistrura nigrovittata* (Orthoptera: Phaneropteridae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 175 [1], Seite 67-74.
- Dooling, R. J. und Okanoya, K. (1995): The Method of Constant Stimuli in Testing Auditory Sensitivity in Small Birds., Klump, G. M.; Dooling, R. J.; Fay, R. R. und Stebbings, W.C., *Methods in Comparative Psychoacoustics* Seite 161-169, Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.
- Ehret, Gänter und Capranica, Robert R. (1980): Masking patterns and filter characteristics of auditory nerve fibers in the green treefrog (*Hyla cinerea*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 141 [1], Seite 1-12.

- Einhäupl, A und Ronacher, B (2010): Robustness against noise is a cue for the attractiveness of acoustic communication signals, Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences - submitted.
- Elsner, N (1983): A Neuroethological Approach to the Phylogeny of Leg Stridulation in Gomphocerine Grasshoppers., Neuroethology and Behavioural Physiology Seite 54-68, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Elsner, Norbert (1975): Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 97 [4], Seite 291-322.
- Eyherabide, HG; Rokem, A; Herz, AVM und Samengo, I (2008): Burst firing is a neural code in an insect auditory system., Frontiers in Computational Neuroscience 2.
- Faisal, A. Aldo und Laughlin, Simon B (2007): Stochastic Simulations on the Reliability of Action Potential Propagation in Thin Axons., Public Library of Science - Computational Biology 3 [5], Seite e79.
- Faisal, A. Aldo; Selen, Luc P. J. und Wolpert, Daniel M. (2008): Noise in the nervous system., Nature Neuroscience 9 [4], Seite 292-303.
- Faisal, A. Aldo; White, John A. und Laughlin, Simon B. (2005): Ion-Channel Noise Places Limits on the Miniaturization of the Brain's Wiring., Current Biology 15 [12], Seite 1143-1149.
- Faure, P. A. und Hoy, R. R. (2000): The sounds of silence: cessation of singing and song pausing are ultrasound-induced acoustic startle behaviors in the katydid *Neoconocephalus ensiger* (Orthoptera; Tettigoniidae), Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 186 [2], Seite 129-142.
- Fletcher, H (1940): Auditory Patterns, Reviews of Modern Physics 12.
- Flook, P. K. und Rowell, C. H. F. (1997): The Phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as Deduced from mtrRNA Gene Sequences., Molecular Phylogenetics and Evolution 8 [1], Seite 89-103.
- Fonseca, P. J.; Munch, D. und Hennig, R. M. (2000): Auditory perception: How cicadas interpret acoustic signals., Nature 405 [6784], Seite 297-298.
- Fortune, Eric S. und Rose, Gary J. (1997): Passive and Active Membrane Properties Contribute to the Temporal Filtering Properties of Midbrain Neurons In Vivo., The Journal of Neuroscience 17 [10], Seite 3815-3825.
- Franz, A (2004): Neuronale Variabilität und Korrelationen als begrenzende Faktoren für die Verarbeitung und Kodierung zeitlich strukturierter akustischer Signale., Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Fullard, J H (1998): The sensory coevolution of moths and bats., Hoy, R R; Popper, A N und Fay, R R, Comparative hearing: insects Seite 279–326, Springer, New York.

- Fullard, James H; Ratcliffe, John M und ter Hofstede, Hannah (2007): Neural evolution in the bat-free habitat of Tahiti: partial regression in an anti-predator auditory system., *Biology Letters* 3 [1], Seite 26-28.
- Gerhardt, H. Carl und Huber, F (2002): *Acoustic Communication in Insects and Anurans.*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Gerhardt, H. Carl; Humfeld, Sarah C und Marshall, Vincent T (2007): Temporal order and the evolution of complex acoustic signals., *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 [1619], Seite 1789-1794.
- Gray, E. G. (1960): The Fine Structure of the Insect Ear., *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 243 [700], Seite 75-94.
- Greenfield, Michael D. (1994): Synchronous and Alternating Choruses in Insects and Anurans: Common Mechanisms and Diverse Functions., *American Zoologist* 34 [6], Seite 605-615.
- Grewe, Jan; Kretzberg, Jutta; Warzecha, Anne-Kathrin und Egelhaaf, Martin (2003): Impact of Photon Noise on the Reliability of a Motion-Sensitive Neuron in the Fly's Visual System., *The Journal of Neuroscience* 23 [34], Seite 10776-10783.
- Heller, KG und von Helversen, D. (1986): Acoustic Communication in Phaneropterid Bushcrickets: Species-Specific Delay of Female Stridulatory Response and Matching Male Sensory Time Window., *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18 [3].
- Hewitt, Michael J. und Meddis, Ray (1994): A computer model of amplitude-modulation sensitivity of single units in the inferior colliculus., *The Journal of the Acoustical Society of America* 95 [4], Seite 2145-2159.
- Houghton, Conor und Sen, Kamal (2008): A New Multineuron Spike Train Metric., *Neural Computation* 20 [6], Seite 1495-1511.
- Hoy, R. R. (1992): The evolution of hearing in insects as an adaptation to predation from bats., Webster, D B; Fay, R R und Popper, A N, *The Evolutionary Biology of Hearing* Seite 115–129, Springer, New York.
- Ingrisch, S und Köhler, G (1998): *Die Heuschrecken Mitteleuropas*, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Jacobs, Kirsten; Otte, Beatrix und Lakes-Harlan, Reinhard (1999): Tympanal receptor cells of *Schistocerca gregaria*: Correlation of soma positions and dendrite attachment sites, central projections and physiology., *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology* 283 [3], Seite 270-285.
- Jacobs, W. (1953): *Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken.*, Zeitschrift für Tierpsychologie Beiheft 1.
- Joris, P X; Schreiner, C E und Rees, A (2004): Neural Processing of Amplitude-Modulated Sounds., *Physiological Reviews* 84 [2], Seite 541-577.

- Kara, Prakash; Reinagel, Pamela und Reid, R. Clay (2000): Low Response Variability in Simultaneously Recorded Retinal, Thalamic, and Cortical Neurons., *Neuron* 27 [3], Seite 635-646.
- Klump, G. M. und Baur, A. (1990): Intensity discrimination in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Naturwissenschaften* 77 [11], Seite 545-548.
- Köhler, Ulrike und Lakes-Harlan, Reinhard (2001): Auditory behaviour of a parasitoid fly (*Emblemasoma auditrrix*, Sarcophagidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187 [8], Seite 581-587.
- Kostarakos, Konstantinos; Hennig, Matthias und Römer, Heiner (2009): Two matched filters and the evolution of mating signals in four species of cricket., *Frontiers in Zoology* 6 [1], Seite 22.
- Krahe, R; Budinger, E und Ronacher, B (2002): Coding of a sexually dimorphic song feature by auditory interneurons of grasshoppers: the role of leading inhibition., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187 [12], Seite 977-85.
- Krämer, S und Ronacher, B (2009): Critical factors improving and impairing song recognition in grasshoppers, 8th Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society, Göttingen.
- Kretzberg, Jutta; Egelhaaf, Martin und Warzecha, Anne-Kathrin (2001): Membrane Potential Fluctuations Determine the Precision of Spike Timing and Synchronous Activity: A Model Study, *Journal of Computational Neuroscience* 10 [1], Seite 79-97.
- Kreuz, Thomas; Haas, Julie S.; Morelli, Alice; Abarbanel, Henry D.I. und Politi, Antonio (2007): Measuring spike train synchrony., *Journal of Neuroscience Methods* 165 [1], Seite 151-161.
- Kriegbaum, H. (1989): Female choice in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*., *Naturwissenschaften* 76 [2], Seite 81-82.
- Krishna, B. Suresh und Semple, Malcolm N. (2000): Auditory Temporal Processing: Responses to Sinusoidally Amplitude-Modulated Tones in the Inferior Colliculus., *Journal of Neurophysiology* 84 [1], Seite 255-273.
- Kroodsma, D E (1982): Production, Perception & Design Features of Sounds., Kroodsma, D E; Miller E H, *Acoustic Communication in Birds* 1, Academic Press, New York.
- Kutzki, Olaf und Ronacher, Bernhard (2009): Processing of acoustic patterns in the SOG of *Chorthippus biguttulus*., 8th Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society, Göttingen.
- Lang, F. (2000): Acoustic communication distances of a gomphocerine grasshopper., *Bioacoustics* 10, Seite 233-258.
- Langemann, U.; Klump, G. M. und Dooling, R. J. (1995): Critical bands and critical-ratio bandwidth in the European starling., *Hearing Research* 84 [1-2], Seite 167-176.

- Lehmann, G U C und Heller, K G (1998): Bushcricket song structure and predation by the acoustically-orienting parasitoid fly *Therobia leonidei* (Diptera: Tachinidae: Ormiini). Behavioral Ecology and Sociobiology 43.
- Lehmann, Gerlind; Strauss, Johannes und Lakes-Harlan, Reinhard (2007): Listening when there is no sexual signalling? Maintenance of hearing in the asexual bushcricket *Poecilimon intermedius*., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 193 [5], Seite 537-545.
- Lewicki, Michael S. (2002): Efficient coding of natural sounds., Nature Neuroscience 5 [4], Seite 356-363.
- Lillywhite, P. G. und Laughlin, S. B. (1979): Transducer noise in a photoreceptor., Nature 277 [5697], Seite 569-572.
- Machens, C K (2002): Sensory Coding in Natural Environments., Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Machens, C K; Schuetze, H; Franz, A; Kolesnikova, O; Stemmler, M B; Ronacher, B und Herz, A V M (2003): Single auditory neurons rapidly discriminate conspecific communication signals., Nature Neuroscience 6 [4], Seite 341-342.
- Machens, C. K.; Prinz, P.; Stemmler, M. B.; Ronacher, B. und Herz, A. V. M. (2001): Discrimination of behaviorally relevant signals by auditory receptor neurons., Neurocomputing 38-40, Seite 263-268.
- Machens, Christian K.; Gollisch, Tim; Kolesnikova, Olga und Herz, Andreas V.M. (2005): Testing the Efficiency of Sensory Coding with Optimal Stimulus Ensembles., Neuron 47 [3], Seite 447-456.
- Machens, Christian K.; Stemmler, Martin B.; Prinz, Petra; Krahe, Rudiger; Ronacher, Bernhard und Herz, Andreas V. M. (2001): Representation of Acoustic Communication Signals by Insect Auditory Receptor Neurons., The Journal of Neuroscience 21 [9], Seite 3215-3227.
- Mainen, Z F und Sejnowski, T J (1995): Reliability of spike timing in neocortical neurons., Science 268 [5216], Seite 1503-1506.
- Marquart, V (1985): Auditorische Interneurone in thorakalen Nervensystemen von Heuschrecken. Morphologie, Physiologie und synaptische Verbindungen., Dissertation, Ruhr Universität.
- Marquart, V (1985): Local interneurons mediating excitation and inhibition onto ascending neurons in the auditory pathway of grasshoppers., Naturwissenschaften 72, Seite 42-44.
- Marsat, G und Pollack, G S (2007): Efficient inhibition of bursts by bursts in the auditory system of crickets., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 193 [6], Seite 625-633.
- Marsat, Gary und Pollack, Gerald S. (2006): A Behavioral Role for Feature Detection by Sensory Bursts., The Journal of Neuroscience 26 [41], Seite 10542-10547.

- Meyer, J und Elsner, N (1996): How well are frequency sensitivities of grasshopper ears tuned to species-specific song spectra?, *Journal of Experimental Biology* 199 [7], Seite 1631-1642.
- Michelsen, A (1971): The Physiology of the Locust Ear. I. Frequency Sensitivity of Single Cells in the Isolated Ear., *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 71, Seite 49-62.
- Michelsen, A (1971): The Physiology of the Locust Ear. II. Frequency Discrimination Based upon Resonances in the Tympanum., *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 71, Seite 63-101.
- Molina, J und Stumpner, A (2005): Effects of pharmacological treatment and photoinactivation on the directional responses of an insect neuron., *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology* 303A [12], Seite 1085-1103.
- Narayan, Rajiv; Best, Virginia; Ozmeral, Erol; McClaine, Elizabeth; Dent, Micheal; Shinn-Cunningham, Barbara und Sen, Kamal (2007): Cortical interference effects in the cocktail party problem., *Nature Neuroscience* 10 [12], Seite 1601-1607.
- Nelken, Israel; Rotman, Yaron und Yosef, Omer Bar (1999): Responses of auditory-cortex neurons to structural features of natural sounds., *Nature* 397 [6715], Seite 154-157.
- Neuhöfer, Daniela; Wohlgemuth, Sandra; Stumpner, Andreas und Ronacher, Bernhard (2008): Evolutionarily conserved coding properties of auditory neurons across grasshopper species., *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 [1646], Seite 1965-1974.
- Nowak, L G; Sanchez-Vives, M V und McCormick, D A (1997): Influence of low and high frequency inputs on spike timing in visual cortical neurons., *Cerebral Cortex* 7 [6], Seite 487-501.
- Oldfield, B. P. (1982): Tonotopic organisation of auditory receptors in tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 147 [4], Seite 461-469.
- Otte, D (1992): Evolution of Cricket Songs., *Journal of Orthoptera Research* 1, Seite 25-49.
- Parker, A. J. und Newsome, W. T. (1998): Sense and the single neuron: Probing the Physiology of Perception., *Annual Review of Neuroscience* 21 [1], Seite 227-277.
- Pauls, S; Pauls, M; Elsner, N und Lakes-Harlan, R (2001): Composition of the tympanal nerves of different grasshoppers species, 29. Göttinger Neurobiologentagung, Göttingen.
- Pearson, K und Robertson, R (1981): Interneurons co-activating hindleg flexor and extensor motor-neurons in the locust., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 144.
- Pflüger, H J und Field, L H (1999): A locust chordotonal organ coding for proprioceptive and acoustic stimuli., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 184.

- Pollack, G S (1988): Selective attention in an insect auditory neuron., The Journal of Neuroscience 8 [7], Seite 2635-2639.
- Reich, Daniel S.; Victor, Jonathan D.; Knight, Bruce W.; Ozaki, Tsuyoshi und Kaplan, Ehud (1997): Response Variability and Timing Precision of Neuronal Spike Trains In Vivo., Journal of Neurophysiology 77 [5], Seite 2836-2841.
- Reyes, A D; Rubel, E W und Spain, W J (1996): In vitro analysis of optimal stimuli for phase-locking and time-delayed modulation of firing in avian nucleus laminaris neurons., The Journal of Neuroscience 16 [3], Seite 993-1007.
- Rhode, W. S. und Greenberg, S. (1994): Encoding of amplitude modulation in the cochlear nucleus of the cat, Journal of Neurophysiology 71 [5], Seite 1797-1825.
- Richards, D G und Wiley, R H (1980): Reverberations and Amplitude Fluctuations in the Propagation of Sound in a Forest: Implications for Animal Communication., The American Naturalist 115 [3], Seite 381 - 399.
- Robert, Daniel (1989): The Auditory Behaviour of Flying Locusts., Journal of Experimental Biology 147 [1], Seite 279-301.
- Rokem, Ariel; Watzl, Sebastian; Gollisch, Tim; Stemmler, Martin; Herz, Andreas V. M. und Samengo, Ines (2006): Spike-Timing Precision Underlies the Coding Efficiency of Auditory Receptor Neurons., Journal of Neurophysiology 95 [4], Seite 2541-2552.
- Römer, H. (1976): Die Informationsverarbeitung tympanaler Rezeptorelemente von *Locusta migratoria*., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 109 [1].
- Römer, H. (2001): Ecological constraints for sound communication: from grasshoppers to elephants., Barth, FG; Schmid, A, Ecology of sensing Seite 59–77, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Römer, Heiner ; Hedwig, Berthold und Ott, Swidbert R. (2002): Contralateral inhibition as a sensory bias: the neural basis for a female preference in a synchronously calling bushcricket, *Mecopoda elongata*., European Journal of Neuroscience 15 [10], Seite 1655-1662.
- Römer, Heiner und Marquart, Volker (1984): Morphology and physiology of auditory interneurons in the metathoracic ganglion of the locust., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 155 [2], Seite 249-262.
- Römer, Heiner ; Marquart, Volker und Hardt, Martin (1988): Organization of a sensory neuropile in the auditory pathway of two groups of orthoptera., The Journal of Comparative Neurology 275 [2], Seite 201-215.
- Römer, Heiner und Bailey, W. (1998): Strategies for hearing in noise: peripheral control over auditory sensitivity in the bushcricket *Sciarasaga quadrata* (Austrosaginae: Tettigoniidae). Journal of Experimental Biology 201 [7], Seite 1023-1033.
- Römer, Heiner; Bailey, Winston und Dadour, Ian (1989): Insect hearing in the field., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 164 [5], Seite 609-620.

- Römer, Heiner und Krusch, M. (2000): A gain-control mechanism for processing of chorus sounds in the afferent auditory pathway of the bushcricket *Tettigonia viridissima* (Orthoptera; Tettigoniidae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 186 [2], Seite 181-191.
- Römer, Heiner und Lewald, J. (1992): High-frequency sound transmission in natural habitats: implications for the evolution of insect acoustic communication., *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29 [6], Seite 437-444.
- Ronacher, B.; Franz, A.; Wohlgemuth, S. und Hennig, R. M. (2004): Variability of spike trains and the processing of temporal patterns of acoustic signals: Problems, constraints, and solutions., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 190 [4], Seite 257-277.
- Ronacher, B. und Hoffmann, C. (2003): Influence of amplitude modulated noise on the recognition of communication signals in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*., *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 189 [6], Seite 419-425.
- Ronacher, B. und Krahe, R. (1998): Song recognition in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* is not impaired by shortening song signals: implications for neuronal encoding., *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 183 [6], Seite 729-735.
- Ronacher, B.; Krahe, R. und Hennig, R. M. (2000): Effects of signal duration on the recognition of masked communication signals by the grasshopper *Chorthippus biguttulus*., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 186 [11], Seite 1065-1072.
- Ronacher, Bernhard und Stumpner, Andreas (1988): Filtering of behaviourally relevant temporal parameters of a grasshopper's song by an auditory interneuron., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* V163 [4], Seite 517-523.
- Ronacher, Bernhard und Krahe, Rudiger (2000): Temporal integration vs. parallel processing: coping with the variability of neuronal messages in directional hearing of insects., *European Journal of Neuroscience* 12 [6], Seite 2147-2156.
- Ronacher, Bernhard; von Helversen, Dagmar und von Helversen, Otto (1986): Routes and stations in the processing of auditory directional information in the CNS of a grasshopper, as revealed by surgical experiments., *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology (Historical Archive)* 158 [3], Seite 363-374.
- Rose, G J und Fortune, E S (1999): Mechanisms for generating temporal filters in the electrosensory system., *Journal of Experimental Biology* 202 [10], Seite 1281-1289.
- Rose, Gary J.; Brenowitz, Eliot A. und Capranica, Robert R. (1985): Species specificity and temperature dependency of temporal processing by the auditory midbrain of two species of treefrogs, *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 157 [6], Seite 763-769.
- Ryan, M J; Fox, J H; Wilczynski, W und Rand, A S (1990): Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*., *Nature* 343, Seite 66-67.

- Sabourin, Patrick und Pollack, Gerald S (2010): Temporal coding by populations of auditory receptor neurons., *Journal of Neurophysiology*, Seite 00621.2009.
- Salzman, C D und Newsome, W T (1994): Neural mechanisms for forming a perceptual decision., *Science* 264 [5156], Seite 231-237.
- Schätte, Roland; Gollisch, Tim und Herz, Andreas V. M. (2005): Spike-Train Variability of Auditory Neurons In Vivo: Dynamic Responses Follow Predictions From Constant Stimuli., *Journal of Neurophysiology* 93 [6], Seite 3270-3281.
- Schildberger, Klaus und Hörner, Michael (1988): The function of auditory neurons in cricket phonotaxis., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 163 [5], Seite 621-631.
- Schmidt, A.; Ronacher, B. und Hennig, R. (2008): The role of frequency, phase and time for processing of amplitude modulated signals by grasshoppers., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 194 [3], Seite 221-233.
- Schreiber, Susanne; Samengo, Ines und Herz, Andreas V. M. (2009): Two Distinct Mechanisms Shape the Reliability of Neural Responses., *Journal of Neurophysiology* 101 [5], Seite 2239-2251.
- Schul, J. und Sheridan, R. A. (2006): Auditory stream segregation in an insect., *Neuroscience* 138 [1], Seite 1-4.
- Shadlen, Michael N. und Newsome, William T. (1998): The Variable Discharge of Cortical Neurons: Implications for Connectivity, Computation, and Information Coding., *The Journal of Neuroscience* 18 [10], Seite 3870-3896.
- Slonim, N; Atwal, G S; Tkacik, G und Bialek, W (2005): Information-based clustering., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 [51], Seite 18297-302.
- Sokoliuk, T.; Stumpner, A. und Ronacher, B. (1989): GABA-like immunoreactivity suggests an inhibitory function of the thoracic low-frequency neuron (TN1) in acridid grasshoppers., *Naturwissenschaften* 76 [5], Seite 223-225.
- Stölting, H. und Stumpner, A. (1998): Tonotopic organization of auditory receptors of the bushcricket *Pholidoptera griseoptera* (Tettigoniidae, Decticinae). *Cell and Tissue Research* 294 [2], Seite 377-386.
- Stritih, Natasa und Stumpner, Andreas (2009): Vibratory interneurons in the non-hearing cave cricket indicate evolutionary origin of sound processing elements in Ensifera., *Zoology* 112 [1], Seite 48-68.
- Stuart, Greg J. und Hausser, Michael (2001): Dendritic coincidence detection of EPSPs and action potentials., *Nature Neuroscience* 4 [1], Seite 63-71.
- Stüttgen, Maik C und Schwarz, Cornelius (2008): Psychophysical and neurometric detection performance under stimulus uncertainty., *Nature Neuroscience* 11 [9], Seite 1091-1099.

- Stumpner, A (1988): Auditorische thorakale Interneurone von *Chorthippus biguttulus*: Morphologische und physiologische Charakterisierung und Darstellung ihrer Filtereigenschaften für verhaltensrelevante Lautappen., Dissertation, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen, Erlangen.
- Stumpner, A (1999): An interneurone of unusual morphology is tuned to the female song frequency in the bushcricket *Ancistrura nigrovittata* (Orthoptera, Phaneropteridae). The Journal of Experimental Biology 202 [15], Seite 2071-2081.
- Stumpner, A und von Helversen, D (2001): Evolution and function of auditory systems in insects., Naturwissenschaften 88 [4], Seite 159-170.
- Stumpner, Andreas und Ronacher, Bernhard (1994): Neurophysiological Aspects of Song Pattern Recognition and Sound Localization in Grasshoppers., American Zoologist 34, Seite 696-705.
- Stumpner, Andreas und Ronacher, Bernhard (1991): Auditory Interneurons in the Metathoracic Ganglion of the Grasshopper *Chorthippus biguttulus*: I. Morphological and Physiological Characterization., The Journal of Experimental Biology 158 [1], Seite 391-410.
- Stumpner, Andreas; Ronacher, Bernhard und von Helversen, Otto (1991): Auditory Interneurons in the Metathoracic Ganglion of the Grasshopper *Chorthippus biguttulus*: II. Processing of Temporal Patterns of the song of the Male., The Journal of Experimental Biology 158, Seite 411-430.
- Tembrock, G (1996): Akustische Kommunikation bei Säugetieren. Die Stimmen der Säugetiere und ihre Bedeutung., Wissenschaftliche Buchgesellschaft.
- Tunstall, D. Nicole und Pollack, Gerald S. (2005): Temporal and directional processing by an identified interneuron, ON1, compared in cricket species that sing with different tempos., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 191 [4], Seite 363-372.
- van Rossum, M. C. W. (2001): A Novel Spike Distance., Neural Computation 13 [4], Seite 751-763.
- van Rossum, M. C. W. (2001): The Transient Precision of Integrate and Fire Neurons: Effect of Background Activity and Noise., Journal of Computational Neuroscience V10 [3], Seite 303-311.
- Verhey, Jesko L.; Pressnitzer, Daniel und Winter, Ian M. (2003): The psychophysics and physiology of comodulation masking release., Experimental Brain Research 153 [4], Seite 405-417.
- Victor, J D und Purpura, K P (1997): Metric-space analysis of spike trains: theory, algorithms and application., Network: Computation in Neural Systems 8, Seite 127-167.
- Viemeister, N F und Wakefield, G H (1991): Temporal integration and multiple looks., Journal of the Acoustical Society of America 90 [2 Pt 1], Seite 858-65.

- Vogel, A.; Hennig, R. M. und Ronacher, B. (2005): Increase of Neuronal Response Variability at Higher Processing Levels as Revealed by Simultaneous Recordings., Journal of Neurophysiology 93 [6], Seite 3548-3559.
- Vogel, A. und Ronacher, B. (2007): Neural Correlations Increase Between Consecutive Processing Levels in the Auditory System of Locusts., Journal of Neurophysiology 97 [5], Seite 3376-3385.
- von Helversen, D und von Helversen, O (1975): Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae) II. Das Lautschema von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis*., Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 104, Seite 301-323.
- von Helversen, Dagmar (1972): Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology (Historical Archive) 81 [4], Seite 381-422.
- von Helversen, Dagmar; Balakrishnan, Rohini und Helversen, Otto von (2004): Acoustic communication in a duetting grasshopper: receiver response variability, male strategies and signal design., Animal Behaviour 68 [1], Seite 131-144.
- von Helversen, Dagmar und von Helversen, Otto (1994): Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshoppers. 39, Fortschritte der Zoologie: Neural Basis of Behavioral Adaptions, Schildberger K, Elsner N, Stuttgart - Jena - New York.
- von Helversen, Dagmar und von Helversen, Otto (1995): Acoustic pattern recognition and orientation in orthopteran insects: parallel or serial processing?, Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology (Historical Archive) 177 [6], Seite 767-774.
- von Helversen, Dagmar und von Helversen, Otto (1997): Recognition of sex in the acoustic communication of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 180 [4], Seite 373-386.
- von Helversen, Dagmar und von Helversen, Otto (1998): Acoustic pattern recognition in a grasshopper: processing in the time or frequency domain?, Biological Cybernetics 79 [6], Seite 467-476.
- von Helversen, Otto (1979): Angeborenes Erkennen akustischer Schlüsselreize., Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 42-59.
- Wang, Le; Narayan, Rajiv; Grana, Gilberto; Shamir, Maoz und Sen, Kamal (2007): Cortical Discrimination of Complex Natural Stimuli: Can Single Neurons Match Behavior?, The Journal of Neuroscience 27 [3], Seite 582-589.
- Warzecha, Anne-Kathrin und Egelhaaf, Martin (1999): Variability in Spike Trains During Constant and Dynamic Stimulation., Science 283 [5409], Seite 1927-1930.

- Warzecha, Anne-Kathrin; Kretzberg, Jutta und Egelhaaf, Martin (2000): Reliability of a Fly Motion-Sensitive Neuron Depends on Stimulus Parameters., *The Journal of Neuroscience* 20 [23], Seite 8886-8896.
- Weschke, Gerroth und Ronacher, Bernhard (2008): Influence of sound pressure level on the processing of amplitude modulations by auditory neurons of the locust., *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 194 [3], Seite 255-265.
- White, John A.; Rubinstein, Jay T. und Kay, Alan R. (2000): Channel noise in neurons, *Trends in Neurosciences* 23 [3], Seite 131-137.
- Wiley, R H und Richards, D G (1982): Adaptations for acoustic communication in birds: sound propagation and signal detection., Kroodsma, DE; Miller EH, *Acoustic Communication in Birds* 1 Seite 131-181, Academic Press, New York.
- Windmill, James F. C.; Gopfert, Martin C. und Robert, Daniel (2005): Tympanal travelling waves in migratory locusts., *Journal of Experimental Biology* 208 [1], Seite 157-168.
- Witte, Klaudia; Farris, Hamilton E.; Ryan, Michael J. und Wilczynski, Walter (2005): How cricket frog females deal with a noisy world: habitat-related differences in auditory tuning., *Behavioral Ecology* 16 [3], Seite 571-579.
- Wohlgemuth, S. (2008): Repräsentation und Unterscheidbarkeit amplitudenmodulierter akustischer Signale im Nervensystem von Feldheuschrecken., Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät I, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Wohlgemuth, Sandra und Ronacher, Bernhard (2007): Auditory Discrimination of Amplitude Modulations Based on Metric Distances of Spike Trains., *Journal of Neurophysiology* 97 [4], Seite 3082-3092.
- Yager, D D (1999): Structure, development, and evolution of insect auditory systems., *Microscopy Research and Technique* 47 [6], Seite 380-400.
- Yang, Lichuan und Pollak, George D. (1997): Differential Response Properties to Amplitude Modulated Signals in the Dorsal Nucleus of the Lateral Lemniscus of the Mustache Bat and the Roles of GABAergic Inhibition., *Journal of Neurophysiology* 77 [1], Seite 324-340.
- Zador, Anthony (1998): Impact of Synaptic Unreliability on the Information Transmitted by Spiking Neurons., *Journal of Neurophysiology* 79 [3], Seite 1219-1229.
- Zhantiev, R D und Korsunovskaya, O S (1983): Structure and functions of two auditory neurons in the bush cricket *Tettigonia cantans* Fuess. (Orthoptera, Tettigoniidae). *Revue d'Entomologie de L'URSS* 62, Seite 462-469.
- Zuk, M.; Bryant, M. J.; Kolluru, G. R. und Mirmovitch, V. (1996): Trade-offs in parasitology, evolution and behavior., *Parasitology Today* 12 [2], Seite 46-47.